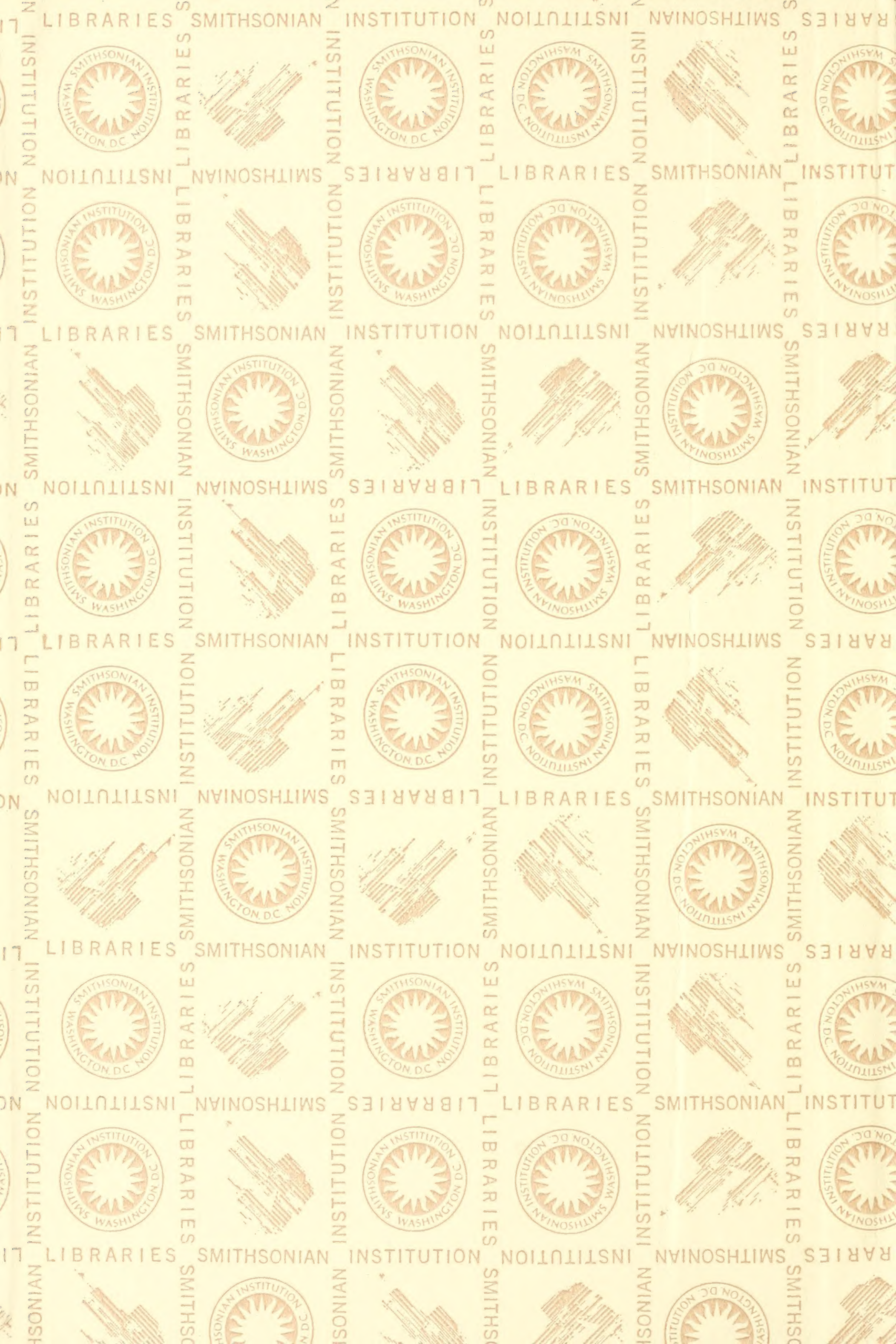
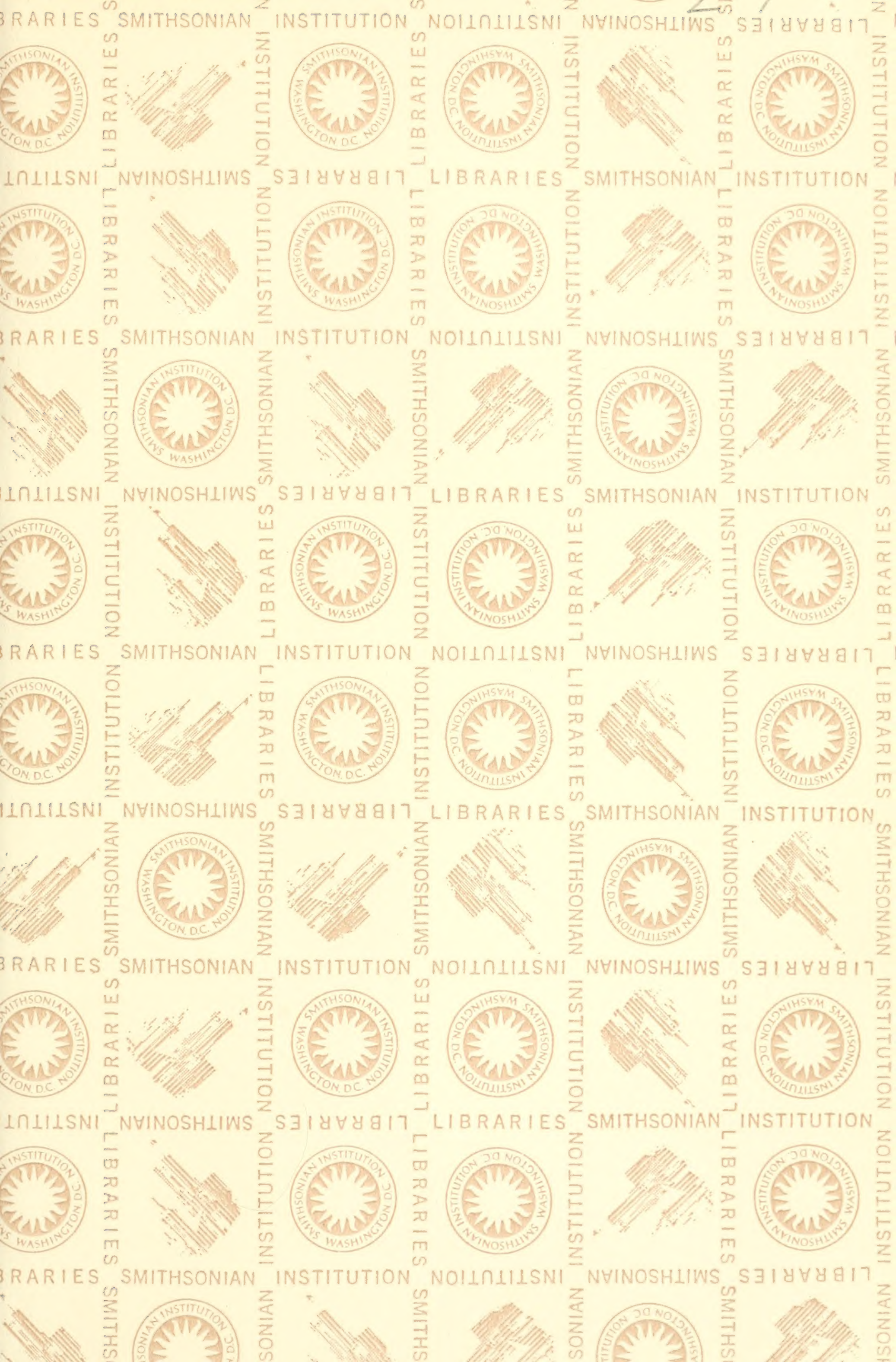

LIBRARIES SMITHSONIAN INSTITUTION


SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES



THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

M. A. JUILLET

CHEF DES TRAVAUX DE MICROGRAPHIE A L'ÉCOLE SUPÉRIEURE DE PHARMACIE
DE L'UNIVERSITÉ DE MONTPELLIER

1re THÈSE. — Recherches anatomiques, embryologiques, histologiques et comparatives sur le poumon des Oiseaux.

2me THÈSE. — Propositions données par la Faculté.

Soutenues le 15 Janvier 1912*, devant la Commission d'examen*

MM. Y. Delage : *Président.*
Michel, Molliard : *Examinateurs.*

PARIS
ÉDITION DES ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE
LIBRAIRIE A. SCHULZ
3, Place de la Sorbonne, 3

1912

IE A. N° 686

D'ORDRE

1442

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

M. A. JUILLET

CHEF DES TRAVAUX DE MICROGRAPHIE A L'ÉCOLE SUPÉRIEURE DE PHARMACIE
DE L'UNIVERSITÉ DE MONTPELLIER

1re THÈSE. — Recherches anatomiques, embryologiques, histologiques et comparatives sur le poumon des Oiseaux.

2me THÈSE. — Propositions données par la Faculté.

Soutenues le 11 Janvier *, devant la Commission d'examen*

MM. Y. Delage : *Président.*
Michel, Molliard } *Examinateurs.*

PARIS

ÉDITION DES ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE

LIBRAIRIE A. SCHULZ

3, Place de la Sorbonne, 3

1912

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

MM.

Doyen	P. APPELL, *Professeur*	Mécanique rationnelle.
Doyen honoraire	G. DARBOUX, —	Géométrie supérieure.
Professeurs honoraires	CH. WOLF.	
	J. RIBAN.	
Professeurs	LIPPMANN	Physique.
	BOUTY	Physique.
	BOUSSINESQ	Physique mathémat. et calcul des probabilités.
	PICARD	Analyse supérieure et algèbre supérieure.
	H. POINCARÉ	Astronomie mathématique et mécanique céleste.
	Y. DELAGE	Zoologie, anatomie, physiologie comparée.
	G. BONNIER	Botanique.
	DASTRE	Physiologie.
	KŒNIGS	Mécanique physique et expérimentale.
	VÉLAIN	Géographie physique.
	GOURSAT	Calcul différentiel et calcul intégral.
	CHATIN	Histologie.
	HALLER	Chimie organique.
	JOANNIS	Chimie (Enseignement P. C. N.).
	JANET	Physique.
	WALLERANT	Minéralogie.
	ANDOYER	Astronomie physique.
	PAINLEVÉ	Mathématiques générales.
	HAUG	Géologie.
	HOUSSAY	Zoologie.
	H. LE CHATELIER	Chimie.
	GABRIEL BERTRAND	Chimie biologique.
	Mme P. CURIE	Physique générale.
	CAULLERY	Zoologie, Evolution des êtres organisés.
	C. CHABRIÉ	Chimie appliquée.
	G. URBAIN	Chimie.
	BOREL	Théorie des fonctions.
	MARCHIS	Aviation.
	G. PRUVOT	Zoologie, anatomie, physiologie comparée.
	Jean PERRIN	Chimie Physique.
	N	Application de l'analyse à la géométrie.
	N	Calcul différentiel et calcul intégral.
Professeurs-adjoints	PUISEUX	Mécanique et astronomie.
	LEDUC	Physique.
	MATRUCHOT	Botanique.
	MICHEL	Minéralogie.
	HÉROUARD	Zoologie.
	Léon BERTRAND	Géologie.
	Rémy PERRIER	Zoologie (Enseignement P. C. N.).
	MOLLIARD	Physiologie végétale.
	COTTON	Physique.
Secrétaire	D. TOMBECK.	

A Monsieur le Professeur L. VIALLETON

de la Faculté de médecine de Montpellier.

Hommage de respectueuse gratitude.

A MES MAITRES

de l'École supérieure de Pharmacie de Montpellier

ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE
5e Série, Tome IX, p. 207 à 371, pl. XV à XX.
20 Janvier 1912.

RECHERCHES ANATOMIQUES, EMBRYOLOGIQUES, HISTOLOGIQUES ET COMPARATIVES SUR LE POUMON DES OISEAUX[1]

PAR

A. JUILLET,

Chef des travaux de micrographie
à l'École supérieure de Pharmacie de l'Université de Montpellier.

TABLE DES MATIÈRES

Introduction ... 207
Historique ... 210
Méthodes ... 216
Chap. I. — Rapports des Poumons :
Rapports des poumons avec le squelette (p. 226). — Forme des poumons (p. 228). — Diaphragme et plèvre (p. 231). — Rapports de la face ventrale des poumons (p. 237). — Résumé ... 246
Chap. II. — Principales voies aériennes intra-pulmonaires ... 249
Description des gros troncs bronchiques ... 254
Chap. III. — Rapport des sacs aériens et des bronches ... 269
Rôle physiologique des bronches récurrentes ... 287
Chap. IV. — Développement des poumons et des sacs ... 295
Chap. V. — Le parenchymez pulmonaire ... 318
Chap. VI. — Anatomie comparée ... 336
Forme du poumon (p. 338). — Bronches (p. 339) — Rapports de la face ventrale avec les sacs aériens (p. 340). — Comparaison de la stucture du poumon des Oiseaux avec celui des autres Amniotes ... 356
Conclusions ... 361
Index bibliographique ... 366
Explication des planches ... 369

INTRODUCTION

Le titre de ce travail a besoin d'être expliqué ; il précise d'abord à quelle partie de l'appareil respiratoire il a été consacré et indique que, contrairement à tant d'autres travaux

(1) Travail du laboratoire d'histologie de la Faculté de Médecine de Montpellier, M. L. Vialleton professeur.

qui embrassent toute l'étendue de cet appareil, il s'adresse au poumon seul ; mais en même temps, il ne se borne point à la structure de cet organe et envisage son anatomie tout entière, y compris ses rapports avec le squelette et les autres viscères. C'est ce que veut exprimer le mot « anatomiques » destiné en même temps à bien montrer toute l'importance qu'il faut attacher à l'étude macroscopique du poumon et de ses connexions. Pour avoir négligé cette étude macroscopique l'on est encore très mal fixé sur la constitution et sur le rôle du diaphragme pulmonaire des Oiseaux et l'on a décrit la face ventrale du poumon d'une manière absolument schématique.

A la suite de cette étude anatomique nouvelle, il était indispensable de bien relier entre elles les données macroscopiques que l'on possédait déjà sur la structure du poumon, car, faute d'avoir fait ce rapprochement, bien des détails de la structure restaient incompréhensibles, et en tous cas ne pouvaient être comparés aisément avec ceux du poumon des autres animaux.

Le meilleur moyen de bien faire comprendre la structure du poumon des Oiseaux était évidemment d'en faire une étude complète, c'est-à-dire à la fois anatomique, histologique et embryologique, afin de bien coordonner entre elles les notions de divers ordres que l'on possèdait sur le poumon et de suivre la structure depuis les dispositions macroscopiques aisément visibles à l'œil nu jusqu'aux plus fins détails, perceptibles seulement à l'aide de forts grossissements. Cette étude devait être corroborée par celle du développement qui permet de suivre graduellement la complication de l'ébauche pulmonaire et d'assister à la création des différentes parties observées chez l'adulte.

Pour une semblable étude, une espèce s'offrait avant toutes les autres à cause de la facilité avec laquelle on peut s'en procurer les embryons aux différents moments de l'évolution : c'est le Poulet domestique. Les embryons ont été recueillis à tous les stades et surtout pendant les stades tardifs — qui

n'avaient fait jusqu'ici l'objet d'aucune recherche — c'est-à-dire à partir du huitième jour de l'incubation jusqu'à l'éclosion et pendant les premiers jours qui suivent cette dernière.

Mais si le Poulet a été le principal objet de mes recherches, je ne me suis pas borné à cette espèce, et j'ai étudié, chez l'adulte, vingt-quatre espèces appartenant à huit ordres. Elles m'ont montré des dispositions un peu différentes de celles rencontrées chez le Poulet et m'ont permis de prendre une idée de la variation structurale du poumon dans un certain nombre de types.

Enfin, j'ai comparé le poumon des Oiseaux avec celui des autres Amniotes et particulièrement avec celui des Mammifères en faisant ressortir les corrélations étroites qui lient la structure du poumon au reste de l'organisation avienne et qui caractérisent d'une manière si frappante l'organe respiratoire des Oiseaux.

Ce travail m'a été inspiré par M. le professeur Vialleton qui a bien voulu mettre à ma disposition les ressources de son laboratoire pendant toute la durée de mes recherches et en écrivant son nom en tête de cette étude, je sens quel est le faible hommage de ma reconnaissance à sa bienveillance éclairée. Ce travail n'est que le résultat de son remarquable enseignement et les encouragements, les conseils que ne cessa de me prodiguer mon Maître porteront un jour, je l'espère, des fruits dignes des méthodes scientifiques que je me suis efforcé d'acquérir dans son laboratoire.

Je croirais manquer à mon devoir en ne remerciant pas ici M. Pontal, étudiant en médecine et M. F. Delanoé, chef des travaux d'histologie à la Faculté de Médecine de Montpellier, dont j'ai pu apprécier tant de fois la charmante courtoisie et qui sacrifièrent si généreusement leurs loisirs au travail de leur ami.

Historique

Les travaux sur l'appareil respiratoire des Oiseaux sont excessivement nombreux et si l'on se reporte à la liste donnée p. 366, on voit qu'il en existe plus d'une centaine ; mais ces travaux se rapportent d'une manière très inégale au sujet que nous traitons. Beaucoup s'occupent avant tout des sacs aériens, et un petit nombre seulement ont trait au poumon proprement dit envisagé sous les différents aspects où nous voulons l'examiner. Il nous paraît inutile de refaire un historique complet des mémoires consacrés à l'appareil respiratoire, d'autant que cet historique a été fort bien fait pour ce qui regarde le dix-huitième siècle et la première partie du dix-neuvième par SAPPEY (**1847**), et que l'on peut aussi trouver dans OPPEL (**1905**) un exposé détaillé des travaux postérieurs à celui de anatomiste français dont nous venons de parler. Mais nous voudrions faire ressortir les principales étapes de nos connaissances sur l'anatomie du poumon afin de bien préciser les questions qui restent à résoudre et de mettre en relief l'œuvre des principaux chercheurs qui se sont occupés de cette étude.

Sans parler des données anciennes d'ARISTOTE et de l'empereur FRÉDÉRIC qui avait remarqué l'adhérence des poumons aux côtes et d'autres détails de leur anatomie, nous prendrons comme point de départ la magistrale étude de SAPPEY qui renferme, ainsi qu'on l'a vu plus haut, un excellent historique. Combinant les résultats obtenus par ses devanciers et ses propres découvertes, SAPPEY donne une bonne description des grosses bronches intra-pulmonaires qu'il divise en « diaphragmatiques » et « costales » suivant qu'elles sont placées sur la face ventrale ou sur la face dorsale du poumon. Il montre leur mode de ramification pennée et leur situation superficielle, il découvre aussi quelques anastomoses réunissant les rameaux issus de ces grosses bronches, mais ne va pas plus loin dans l'étude de la structure intime. Il remarque que si l'on remplit

d'une masse solide les grosses bronches sans atteindre celles qui en naissent, ces dernières qui communiquent entre elles par les anastomoses précitées, n'étendent point leur domaine et leurs communications sur une surface un peu étendue, mais qu'elles fournissent seulement un territoire restreint du poumon, qu'il compare à celui d'un lobe ou même d'un lobule pulmonaire. Il ne s'est donc point rendu compte de la facilité du passage de l'air dans les différentes parties du poumon et s'est mépris sur la fine structure de ce dernier, en admettant dans le poumon des Oiseaux des territoires lobulaires qui n'y existent point. D'ailleurs il n'a guère cherché les fins détails de structure du parenchyme pulmonaire, et toute son attention, comme celle de ses prédécesseurs du reste, s'est portée essentiellement sur les sacs aériens. Il a certainement donné de ces sacs la meilleure des descriptions qui puisse en être faite si l'on met à part la mention de leur origine embryologique. Les auteurs qui ont suivi n'ont pas ajouté grand'-chose à sa description. Pour le poumon proprement dit, il faut signaler aussi qu'il a fort bien vu l'absence de plèvre et ses données sur ce sujet ont été pleinement confirmées par les recherches embryologiques de Bertelli (**1905**) qui ont mis fin aux longues discussions résultant d'une compréhension restée imparfaite, faute de la connaissance du développement.

Peu de temps après les recherches de Sappey, Rainey (**1849**) fit une étude histologique du poumon des Oiseaux et donna la première figure de la structure du parenchyme. Bien que schématique, cette figure représente assez exactement l'enveloppe prismatique que le parenchyme forme autour de la lumière des bronches. Les détails histologiques sont toutefois très imparfaits : c'est ainsi qu'il affirme l'absence d'epithélium sur les travées du parenchyme, idée qui se fera encore jour dans certains travaux récents. La présence de cet épithélium fut au contraire affirmée dix ans plus tard par Williams (**1859**) qui a donné une étude d'ensemble du poumon. Eberth (**1863**) apporta quelques contributions à l'histologie du poumon,

et en 1871 F. E. Schulze donna une description histologique du poumon des Oiseaux avec deux figures schématiques, l'une des voies aériennes dans le parenchyme, l'autre des vaisseaux. Comme ce sont les meilleures figures se rapportant à l'anatomie microscopique du poumon, elles ont été reproduites jusque dans les ouvrages récents comme celui d'Oppel (1905). Le même auteur a récemment donné une étude importante du poumon de l'Autruche, on en reparlera plus loin.

En 1875, parut un admirable travail, aussi complet qu'il pouvait l'être à ce moment, et qui embrasse tous les points essentiels de la structure du poumon. C'est le travail de Campana (1875.) Campana étudia spécialement le Poulet, mais il ne négligea aucune des parties de l'appareil respiratoire : il en fit une monographie véritablement magistrale, qui n'eut point le succès et le retentissement qu'elle méritait, car bien des résultats qu'elle rénferme ont été méconnus jusqu'ici, alors même qu'ils étaient l'expression exacte de la vérité. Campana injecta à l'aide de mélanges céro-résineux l'arbre bronchique du Poulet et put ainsi suivre les bronches dans tout leur parcours. Il montra que la bronche souche donne d'abord les gros troncs superficiels signalés par ses prédécesseurs, puis que ces troncs se divisent en rameaux plus fins qui vont s'anastomoser avec les rameaux analogues venus des bronches de la face opposée du poumon et forment avec ces derniers des circuits spiroïdes qui parcourent toute l'épaisseur du poumon en traversant le parenchyme pulmonaire. Il fit voir aussi que tout autour de ces circuits bronchiques, le parenchyme pulmonaire se dispose en fines travées anastomosées, entre lesquelles l'air circule de toutes parts, et cette donnée est plus exacte que celle de Schulze figurant autour de la lumière des gros conduits aériens des tubes branchés et communicants entre eux mais terminés en cul-de-sac. En un mot, il donna une description du poumon de Poulet à laquelle on pourrait souscrire aujourd'hui sans rien changer d'essentiel et en y ajoutant seulement certains faits tirés de l'embryologie qui l'expliquent

et la complètent. Les détails de l'œuvre de CAMPANA seront discutés au fur et à mesure qu'ils se présenteront à propos de nos recherches, et d'ailleurs il serait inutile de les indiquer dès maintenant, parce qu'ils ne pourraient être compris d'une manière satisfaisante sans entrer dans des développements qui feraient double emploi avec la suite. Il suffit d'insister encore une fois sur l'importance de son travail.

De 1875 à 1890, peu de travaux d'ensemble furent faits sur le poumon des Oiseaux. HUXLEY (1882) donna une description et une nomenclature nouvelle des bronches. Il appelle « mésobronche » la bronche souche, « entobronches » les bronches ventrales ou diaphragmatiques, « ectobronches » les bronches costales et désigne sous le nom de « parabronches » les bronches issues de ces troncs principaux. Cette nomenclature très commode par l'unité des termes proposés, constitue un très réel progrès pour l'exposé de la structure pulmonaire et pour la description des parties. Mais en dehors de cette acquisition didactique, le travail de HUXLEY n'apporte aucune contribution nouvelle à nos connaissances qui resteront encore longtemps après lui à un état assez peu satisfaisant, étant donné l'oubli des descriptions de CAMPANA. Aussi la monographie de GADOW (1890) donnée dans le règne animal de BRONN ne renferme aucune bonne figure du poumon. De nouveaux travaux, ceux de ROCHÉ (1891), de BIGNON ont paru sur les sacs aériens, mais ils ne s'occupent point de la structure pulmonaire.

Il en est de même de ceux de BERTELLI (1905) qui ont toutefois une grande valeur parce qu'ils donnent des détails très intéressants sur le développement des sacs aériens et sur leur rôle dans le cloisonnement de la cavité viscérale. Grâce à ces travaux, les rapports du poumon avec les viscères et avec les parois costales sont, d'une manière générale, exactement compris et les discussions interminables soulevées à propos de l'existence des plèvres sont enfin tranchées par l'embryologie d'une manière satisfaisante. Pour quelques détails, il est vrai,

nous différerons de l'opinion de Bertelli, mais il n'en est pas moins vrai que, pour ce qui regarde les rapports des poumons, son travail a une importance capitale et occupe un rang des plus honorables parmi ceux qui ont fixé nos connaissances à ce sujet.

Avec les travaux embryologiques de Bertelli nous devons rappeler ceux qui ont été consacrés par divers auteurs au développement du poumon des Oiseaux. Ces travaux, dont certains remontent à une date fort reculée (von Baer, Rathke) sont fort nombreux comme on se l'explique aisément, par le fait que l'embryon de Poulet a été longtemps l'objet d'étude favori des embryologistes, mais ils ne portent que sur les premiers stades du développement et par conséquent relèvent plutôt de l'embryologie générale que de celle des organes que nous avons en vue. Nous ne ferons donc qu'énumérer ceux de von Baer (1828), Rathke (1828), Remak (1855), Selenka (1866), Götte (1867), His(1868), Seessel (1877), Fischelis (1885), Kastschenko (1887), Weber et Buvignier (1903) pour insister un peu plus sur ceux de Zumstein (1891-92), de Miller (1893), de Fanny Moser (1902).

Zumstein a énuméré la formation des sacs ; Fanny Moser a poussé plus loin que ses prédécesseurs l'étude du développement du poumon et a étudié des poumons de huit jours. Miller a essayé de représenter les rapports entre la structure des poumons des Oiseaux et ceux des autres Vertébrés.

Supino (1899) a donné quelques renseignements histologiques sur les poumons des Oiseaux. Oppel (1905) dans son ouvrage, surtout bibliographique, a donné une étude histologique très complète de la structure de l'appareil respiratoire, étude il est vrai appuyée sur des recherches personnelles et sur des critiques qui lui donnent une valeur importante. Mais il s'en est tenu surtout, comme l'indique d'ailleurs son titre, à l'histologie, de sorte que celui qui chercherait à se faire une idée exacte et complète du poumon des Oiseaux d'après son traité, serait certainement déçu et ne trouverait pas au milieu

de la masse énorme de documents bibliographiques qu'il renferme, le fil conducteur capable de lui faire comprendre la structure du poumon.

Un dernier travail doit être signalé maintenant qui semble répondre très exactement au but que se propose le nôtre, c'est celui de G. Fischer (1905) qui a étudié à la fois anatomiquement et histologiquement l'arbre bronchique des Oiseaux, et donne des moulages du poumon d'une trentaine d'espèces. A première vue, ce travail paraît bien combler toutes les lacunes qui existaient jusqu'alors dans nos connaissances et semblerait devoir décourager toute autre recherche dans le même domaine. Mais en y regardant de plus près, on s'aperçoit aisément qu'il est loin de répondre à tous les desiderata et qu'il est en réalité bien au-dessous de celui de Campana, qu'il a méconnu comme tant d'autres. En effet, les anastomoses des parabronches sont représentées d'une manière tout à fait schématique et, chose plus grave, les rapports des sacs aériens avec les bronches intrapulmonaires sont tout à fait négligés, de sorte que l'un des traits les plus caractéristiques de la structure du poumon des Oiseaux a totalement échappé à l'auteur. Il n'a pu voir notamment la disposition différente des orifices bronchiques dans les différentes espèces qu'il étudie ; par conséquent les nombreux moulages qu'il donne (et qui pour la plupart, étant vus par la surface dorsale, ne laissent apercevoir aucun des traits essentiels de la structure), n'ont que la valeur d'une image tout à fait superficielle des bronches.

Dans un travail récent, F. E. Schulze (1908) a donné une description du poumon de l'Autruche, à laquelle il a déjà été fait allusion.

Enfin je dois signaler diverses notes que j'ai publiées au cours de cette année dans les comptes rendus de l'Académie des Sciences et dans ceux de la Société de Biologie, sur divers points de la structure pulmonaire et sur lesquelles je reviendrai.

Méthodes

Nous indiquerons ici toutes les méthodes employées au cours de ce travail pour l'étude purement anatomique et l'étude embryologique ou histologique.

Tout d'abord, il est indispensable de se servir d'un matériel très frais, non seulement pour l'étude histologique où il est inutile d'en faire ressortir la nécessité, mais encore pour l'étude anatomique parce que diverses circonstances interviennent qui peuvent rendre absolument inutilisables des animaux morts depuis quelque temps déjà, et fréquemment aussi des animaux venant d'être tués à la chasse. Le matériel de choix est donc donné par les Oiseaux de basse-cour et par ceux que l'on peut se procurer vivants chez les marchands. On peut aussi utiliser d'autres pièces rares obtenues autrement, mais cela ne pourra jamais se faire que pour une étude partielle d'un point quelconque de la structure, et non pour une étude d'ensemble de toutes les questions qui se soulèvent à propos de la structure pulmonaire.

Pour tuer les animaux le procédé le plus simple et le meilleur est le suivant : on fait tenir l'oiseau par un aide, on découvre rapidement la trachée à la partie antérieure du cou, on l'isole et on fait la section du cou en dessous de la trachée ; de cette façon l'animal est saigné et meurt rapidement. La saignée est utile surtout pour les recherches histologiques en dégageant le poumon d'une certaine quantité du sang qu'il renferme, quantité telle, que lorsque la saignée préalable n'a pas été faite les globules rouges masquent presque totalement la fine structure pulmonaire. Après la saignée, le poumon n'est certes pas dépourvu de sang, mais il en contient moins et l'observation histologique est beaucoup plus facile. La saignée ordinairement opérée par les marchands de volailles et qui consiste soit dans une section totale du cou, soit dans une section des artères linguales, a l'inconvénient d'entraîner toujours le passage d'une

certaine quantité de sang dans la trachée et même dans les bronches intrapulmonaires, ce qui peut gêner l'observation histologique et rendre les injections par la trachée souvent très difficiles.

Pour l'étude anatomique, la dissection sur le frais est absolument insuffisante et ne donne que des résultats très incomplets. Les parois des sacs aériens qu'il importe de conserver pour les bien délimiter, sont sur le frais beaucoup trop molles et trop rétractiles pour conserver leur forme et leur disposition après qu'elles ont été partiellement sectionnées. Elles s'affaissent donc ou se déchirent de manière à ne plus laisser reconnaître leur situation ou leurs rapports. D'autre part, le sang contenu dans les oreillettes et dans les grosses veines est encore assez abondant pour gêner beaucoup la dissection et exiger des tamponnements avec l'ouate hydrophile qui déforment plus ou moins les parties. Par conséquent, pour faire une bonne dissection de l'appareil pulmonaire, donnant des résultats précis, relativement faciles à observer et permettant de conserver des pièces, il faut procéder de la manière suivante. Sur un oiseau tué comme il vient d'être dit et absolument intact d'autre part, on ouvre la trachée, on y met une canule de calibre convenable et on injecte lentement sous une faible pression de l'alcool à 80° qui pénètre dans le poumon, parcourt tout l'arbre bronchique dont les rameaux, continus entre eux lui laissent un passage facile et s'écoule dans les sacs aériens qu'il distend. Le remplissage de ces sacs est indiqué à l'extérieur par le gonflement du ventre et un léger écartement des ailes. On maintient alors la pression pendant quelque temps en se gardant bien de l'augmenter pour ne pas entraîner de ruptures, puis on lie la trachée, on enlève la canule et l'on plonge l'animal entier dans de l'alcool à 80°. On peut d'ailleurs, lorsqu'on veut faire une simple dissection, sans recherche histologique, remplacer l'alcool bon goût, par de l'alcool à brûler qui est meilleur marché et donne d'aussi bons résultats.

Pour ces injections, j'ai utilisé l'appareil à pression continue

indiqué dans la Technique histologique de Vialleton (1909) et qui consiste en une soufflerie de thermo-cautère produisant dans un flacon rempli d'alcool une pression susceptible d'être réglée à volonté et que l'on peut évaluer avec un manomètre à mercure. Les pressions extrêmes employées évoluaient entre 8 et 10 centimètres de mercure.

Au bout de vingt-quatre heures les parties sont devenues suffisamment résistantes pour que l'on puisse ne point craindre leur affaissement si l'on vient à ouvrir un sac aérien. On peut encore enlever les parties inutiles de l'oiseau pour éviter l'emploi d'une trop grande quantité d'alcool ou la pénétration difficile de ce liquide dans l'intérieur du corps et par suite une mauvaise conservation. On enlèvera donc par désarticulation les jambes et les ailes, on coupera le cou à sa partie moyenne et on ouvrira avec soin la paroi abdominale pour permettre à l'alcool de pénétrer aisément entre les différents viscères qu'il faudra d'ailleurs laisser en place jusqu'au moment de la dissection définitive. On peut aussi écarter légèrement avec le doigt quelques anses intestinales pour faciliter la pénétration de l'alcool ; mais il faut avoir grand soin de ne déchirer aucun des mésos qui cloisonnent la cavité viscérale.

J'ai essayé de remplacer l'alcool par le formol, mais les résultats obtenus sont beaucoup moins bons. Le formol gonfle légèrement le tissu conjonctif et ne lui donne point autant de résistance que l'alcool : il doit donc être rejeté dans ce cas.

Comme je me suis servi pour la préparation des pièces histologiques d'un procédé de fixation sur place, par injection intra-pulmonaire faite dans les mêmes conditions que celle qui vient d'être dite, je l'indiquerai ici avec ses différentes modalités.

1° Injection de nitrate d'argent. — Dans un oiseau préparé comme il a été dit, on injecte une solution de nitrate d'argent en se servant de l'appareil à pression continue. On maintient la pression pendant quelques minutes, puis on enfonce une canule piquante dans les sacs diaphragmatiques posté-

rieurs ou abdominaux : le nitrate d'argent s'échappe par la canule. On fait alors passer à sa place un courant d'eau distillée puis un courant d'alcool et sans attendre davantage on coupe l'animal en arrière de la dernière côte : on enlève le thorax, les ailes, les jambes et le cou, et on plonge la pièce dans l'alcool où elle achève de se durcir. Il est inutile ici de laisser l'animal entier, puisqu'on n'a pas à faire de recherches anatomiques exigeant la conservation des viscères. On procéderait de même avec le liquide de Renaut (mélange picro-osmio-argentique) mais sans faire de lavage à l'eau.

2° Fixation au liquide de Zenker. — L'animal étant préparé pour l'injection, on pousse du liquide de Zenker dans la trachée et on lie cette dernière. S'il s'agit d'un petit oiseau, on le plonge en entier dans ce fixateur en se contentant d'enlever les jambes et les ailes. Douze heures après, on porte dans l'eau comme d'habitude, on passe dans l'alcool iodé puis dans les alcools successifs et on dégage le poumon que l'on conserve seul.

3° Fixation au liquide de Flemming. — L'injection est faite avec du liquide de Flemming : puis l'animal, s'il est petit, étant rapidement débarrassé des ailes et des pattes, sectionné en arrière de la dernière côte, est plongé dans le fixateur précité. On l'y laisse pendant plusieurs jours de façon à obtenir la décalcification du squelette ; puis on lave à l'eau, on déshydrate par l'alcool et on peut faire des coupes totales des poumons en place.

Méthode des alliages fusibles. — Cette méthode donne pour le poumon des Oiseaux des résultats vraiment merveilleux. En effet, les bronches communiquant toutes entre elles et d'autre part les sacs aériens fournissant une issue facile à l'air contenu dans le poumon, les alliages fusibles injectés dans cet organe remplissent complètement les bronches et donnent des moulages tout à fait complets qui ont en outre l'avantage de pouvoir être conservés indéfiniment et étudiés à loisir.

Différents alliages fusibles sont signalés par les auteurs. Un des plus connus est celui de Darcet dont la composition est la suivante en poids :

Bismuth	2 p.
Plomb	1 p.
Etain	1 p.

Cet alliage est fusible à 93° ; mais comme il faut forcément pour l'injecter, l'élever à une température supérieure d'au moins 30 à 40° au-dessus du point de fusion, il n'est pas très pratique. J'ai pensé l'améliorer par une addition de mercure, ainsi que différents auteurs l'ont proposé. On peut ainsi en prenant :

2 p. de l'alliage initial
1 p. de mercure

obtenir une masse fusible à 53° et qui par conséquent n'a pas besoin d'être élevée à une très haute température pour l'injection. J'ai employé avec succès cette masse ; mais, à cause des inconvénients que je vais rapporter, je l'ai bientôt délaissée pour une autre dont il sera question plus loin. D'abord et surtout, cette masse a une tendance à se dissocier en ses deux composants, mercure et alliage de Darcet, entre 30 et 40° ; de plus elle se ramollit suffisamment à ces températures pour que les moulages se déforment sous leur propre poids. C'est là un inconvénient très fâcheux d'autant plus que dans le traitement destiné à débarrasser les moulages de leurs parties molles, ces derniers doivent être portés à une température de 45 à 50°. D'autre part les moulages se brisent aisément même sous la pression des doigts surtout lorsqu'il s'agit de petits animaux. Enfin un dernier inconvénient, et du reste de beaucoup le moins important, réside en ce que les masses métalliques obtenues à l'aide de ce mélange et qui ont d'abord un éclat assez vif sont très rapidement ternies par l'air et se désagrègent.

Le mélange auquel je me suis arrêté après divers tâtonnements et qui m'a donné les résultats les meilleurs est l'alliage de Wood dont la composition en poids est la suivante :

Bismuth ordinaire . . . . 7 p.
Plomb en baguettes . . . . 2 p.
Etain en baguettes . . . . 2 p.
Cadmium en grenaille . . . . 2 p.

Cet alliage est fusible vers 70°. Pour l'employer on commence par faire fondre le bismuth réduit en petits fragments, puis tenant les baguettes de plomb avec une pince en fer on projette sur elles la flamme d'un chalumeau de façon à les échauffer rapidement et à faire tomber le plomb fondu dans le bismuth en fusion. On procède de même avec l'étain. Le cadmium est alors versé dans la masse où il fond très rapidement. On brasse vigoureusement l'alliage avec une spatule en fer et on le maintient sur le feu à la température de 120° constatée fréquemment avec un thermomètre ordinaire gradué à 200° et bien desséché au préalable. Pendant ce temps, on prépare un oiseau comme il a été dit pour les injections ordinaires. Suivant la taille de l'oiseau, la canule mise dans la trachée est, soit une canule métallique d'un millimètre de diamètre au minimum, soit pour les oiseaux de plus forte taille, une canule plus volumineuse, les plus grosses étant naturellement les meilleures à la condition cependant qu'elles glissent librement dans la trachée sans la distendre. La partie libre de la canule doit dépasser longuement la trachée pour pouvoir être chauffée avec une flamme au moment de l'injection. Celle-ci est faite au moyen de l'appareil représenté dans la figure I et qui consiste tout simplement en un entonnoir de cuivre d'une capacité d'environ 80 centimètres cubes sur lequel s'adaptent à frottement dur des tubes de 18 à 20 centimètres de long également en cuivre, de calibres divers et dont l'extrémité inférieure peut entrer parfaitement dans la canule trachéenne ou dans la trachée elle-même. L'entonnoir est supporté par un anneau glissant le long d'une tige verticale et formant lui-même rampe à gaz, avec une série de trous de façon à chauffer tout le pourtour de l'entonnoir.

L'appareil en place et l'oiseau destiné à être injecté étant

couché sur le dos près de la masse en fusion dans une cuvette

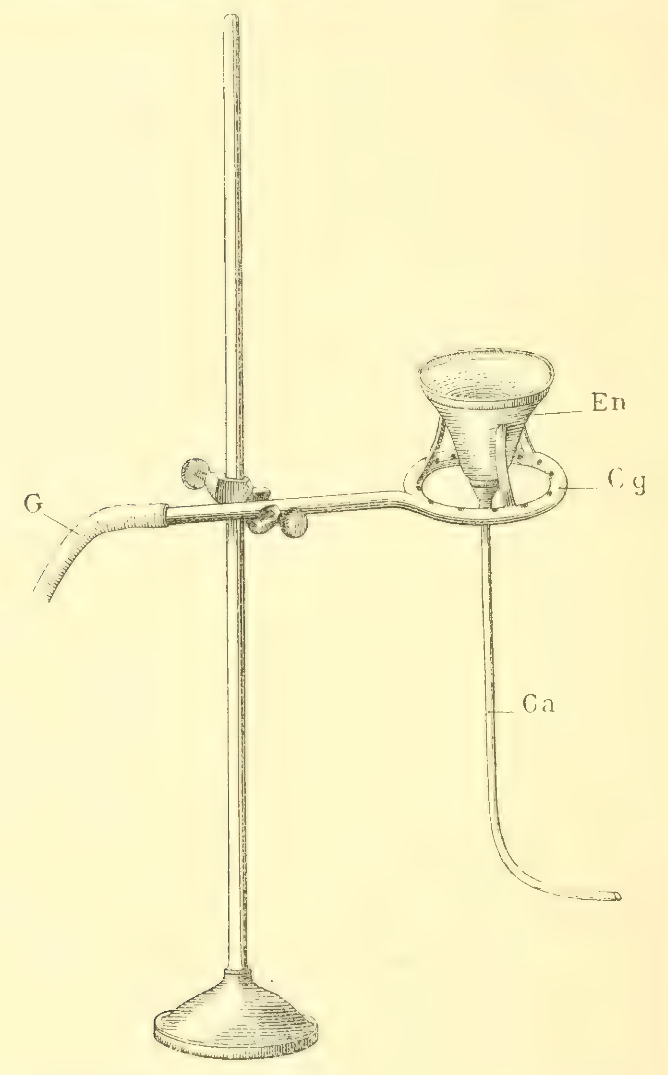


FIG. I. — Appareil pour injections métalliques. — *Ca*, canule ; *Cg*, couronne à gaz ; *En*, entonnoir ; *G*, gaz.

à photographie, pour éviter l'écoulement du métal en cas de rupture on chauffe l'entonnoir avec la rampe à gaz et on promène le long du tube la flamme d'un tampon imbibé d'alcool

pour l'échauffer. La température de l'alliage étant alors de 110°, on le verse dans l'entonnoir de façon à remplir ce dernier que l'on continue de chauffer selon le besoin ainsi que le tube conducteur. L'injection se produit d'elle-même comme le montrent bien vite le gonflement du ventre et l'écartement des ailes. Lorsque ces phénomènes se sont produits, on cesse de verser la masse et on laisse refroidir sans s'occuper de l'excès de masse restant dans l'entonnoir et dans le conduit, sa fusibilité permettant de l'enlever facilement après l'opération. Il est bon de ne pas toucher à l'oiseau pendant tout le temps nécessaire au refroidissement, c'est-à-dire une vingtaine de minutes. On porte ensuite la cuvette contenant l'oiseau sous un courant d'eau pour achever le refroidissement. Dès que ce résultat est obtenu, on commence la dissection de l'animal : on enlève les ailes, les pattes et l'on attaque avec précaution les viscères comprimés et diversement refoulés par les sacs aériens distendus. Ces derniers sont très inégalement injectés par la masse à injection et on ne trouve peut-être pas deux cas où le résultat soit semblable, l'un ou l'autre des sacs étant absolument rempli tandis que d'autres ne le sont que partiellement ; mais ce résultat qui serait très fâcheux si on étudiait les sacs aériens, a moins d'importance dans le cas qui nous occupe et il est en quelque sorte la rançon d'une bonne injection pulmonaire : l'air refoulé dans certains sacs, servant de tampon et favorisant la circulation de la masse fluide dans les voies aériennes qui communiquent toutes entre elles.

Au cours de la dissection de la pièce injectée, les sacs aériens se rompent d'habitude au niveau de leur pédicule et permettent ainsi de dégager aisément le poumon. Si quelques-uns d'entre eux ne se détachent pas spontanément, on peut toujours les enlever en coupant leur pédicule avec une scie fine d'horloger. Pendant la dissection, il importe de manier doucement la pièce pour que la rupture des gros sacs (abdominaaux et diaphragmatiques postérieurs) se fasse avec ménagement et sans entraîner de délabrement. Il est

bon de débarrasser le plus possible le poumon des viscères qui l'entourent (cœur et foie), mais il faut éviter d'essayer d'extraire du moulage la colonne vertébrale et les côtes auxquelles le poumon adhère si étroitement qu'on ne saurait les séparer sans danger pour le moment. La pièce ainsi préparée et comprenant le poumon, les petits sacs aériens (diaphragmatiques antérieurs, interclaviculaire et cervicaux) et la colonne vertébrale avec la portion dorsale du thorax est maintenant portée dans une liqueur acide destinée à décalcifier le squelette. Cette liqueur est préparée avec :

Acide chlorhydrique pur	30 *centimètres cubes*
Eau.................	70 —

L'action de cette solution, pourvu qu'elle ne soit pas prolongée au delà d'un quart d'heure, n'attaque pas l'alliage et suffit pour permettre d'enlever impunément les os qu'elle ramollit suffisamment et pour pousser assez loin le dégagement du moulage pulmonaire. Il ne reste plus, pour obtenir ce dernier à son état parfait, qu'à digérer les parties molles enveloppant le moulage et en particulier le parenchyme pulmonaire. On arrive très facilement à ce résultat en portant les pièces dans le mélange suivant :

Pepsine amylacée titre 20.............	0,20 *centigrammes*
Eau distillée	120 *grammes*
Acide chlorhydrique dilué à 30 %	3 *grammes.*

La pièce est mise dans un cristallisoir avec la quantité de liquide suffisante pour la recouvrir et le tout est porté dans une étuve à 50°. Il est très important de ne pas faire reposer directement le cristallisoir sur le fond même de l'étuve qui peut avoir une température supérieure à 50° : pour cela, on interpose un corps peu conducteur comme une boîte en carton. Au bout de quarante-huit heures la digestion est achevée ou, en tout cas, suffisamment avancée pour que l'on puisse nettoyer complètement le moulage métallique en le lavant sous un faible filet d'eau et en le brossant très légèrement avec une brosse à dents savonneuse. On rince ensuite dans l'eau courante pour

enlever tous les débris et pour faire disparaître les traces de savon qui pourraient oxyder ultérieurement les moulages.

Les restes de squelette qui n'avaient pas été enlevés après la première décalcification sont maintenant faciles à extraire et la conservation de la pièce est définitive.

J'ai pu constater d'autre part que l'attaque de l'alliage par le liquide acide employé pour la digestion était nulle : en effet la liqueur acide, après un contact de plusieurs jours à l'étuve avec de petits fragments de la masse à injection, ne présentait aucune réaction sensible des composants de l'alliage.

La méthode de Wood donne des résultats vraiment remarquables, son emploi est très facile sur des animaux pris vivants et préparés comme il a été dit. Cependant comme je le faisais remarquer déjà au commencement de ce chapitre, les oiseaux tués à la chasse, ayant presque toujours leurs sacs aériens déchirés et leurs poumons envahis par le sang, sont impropres à ces injections. Il paraît nécessaire d'autre part pour le succès de cette méthode que le corps de l'animal soit encore chaud, car plusieurs essais faits sur des animaux tués depuis quelques heures ne m'ont point donné de résultat. Il est probable qu'une fois le refroidissement du corps produit, la masse se prend même dans les gros troncs pulmonaires et arrête la pénétration de l'injection. Mais dans les conditions sus indiquées, elle doit être préférée à toute autre, Vialleton et A. Juillet (1911).

Ceci fait surtout allusion à la méthode des injections à la photoxyline et à la celloïdine dont se servait G. Fischer (1905). Cette méthode, très longue, donne des résultats incontestablement inférieurs. Les pièces doivent être conservées dans des mélanges d'alcool, de glycérine et d'eau distillée et sont moins aisément maniables. Elles se prêtent moins bien aussi à la photographie que les moules métalliques.

J'ai essayé également les injections au collodion, mais je n'ai pas poursuivi leur étude devant les résultats infiniment supé-

rieurs que me donnait l'alliage de Wood. J'ai cru devoir néanmoins signaler la méthode employée par G. FISCHER, parce qu'elle est applicable à des pièces de collection conservées dans l'alcool.

CHAPITRE PREMIER

RAPPORTS DES POUMONS

Rapports des poumons avec le squelette

Le poumon des Oiseaux occupe la portion dorsale de la cage thoracique : il s'étend très peu du côté ventral de cette dernière et son bord latéral, qui descend le plus bas, n'atteint jamais l'articulation reliant la partie vertébrale avec la partie sternale des côtes. La forme particulière de cette portion de la cage thoracique exige quelques détails. En effet le corps des vertèbres thoraciques offre sur sa face ventrale une crête sagittale plus ou moins saillante, et qui atteint sa plus grande longueur sur les vertèbres moyennes. Cette crête est formée par les apophyses ventrales des deuxième, troisième et quatrième dorsales qui, chez le Poulet, sont réunies entre elles en une lame osseuse qui s'interpose entre les deux poumons. Cette lame interpulmonaire est percée d'un trou entre la troisième et la quatrième vertèbre dorsale. L'apophyse ventrale des cinquième et sixième vertèbres reste indépendante dans chacune d'elles et ne se continue point avec ses voisines.

La loge pulmonaire est constituée par les côtes et par la colonne vertébrale. On a vu que celle-ci forme dans sa partie ventrale une lame interpulmonaire qui sépare les deux poumons, mais elle contribue aussi à former la voûte de cette loge par l'intermédiaire d'une lame osseuse qui s'étend des vertèbres jusqu'au tubercule costal. Cette lame provient de l'ossification d'un ligament tendu entre les apophyses transverses des côtes. Elle forme, avec la lame résultant de la fusion des apophyses épineuses dorsales, une gouttière dans laquelle sont placés les muscles dorsaux.

Les côtes se divisent en fausses côtes qui ne se relient point au sternum et comprennent seulement une partie dorsale et en côtes vraies. Les fausses côtes, placées cranialement, sont au nombre de deux de chaque côté, chez le Poulet ; la première très peu développée a la forme d'un simple stylet osseux, la seconde, plus longue, se rapproche par sa forme de la partie dorsale ou vertébrale des côtes suivantes, toutefois elle est encore peu développée, ses deux têtes sont peu séparées l'une de l'autre et son apophyse uncinée ne vient point s'appuyer sur la côte suivante comme elle le fait pour les troisième, quatrième et cinquième côtes.

Les côtes vraies ont une forme absolument caractéristique pour les Oiseaux : elles comprennent deux parties, l'une dorsale ou vertébrale qui s'attache à la colonne, l'autre ventrale ou sternale qui s'attache au sternum. Ces deux parties de la côte sont toujours osseuses et s'articulent entre elles en faisant un angle obtus ouvert en avant.

La portion dorsale de la côte, seule en rapport avec le poumon et même pas sur toute sa longueur, a la forme d'un quart de cercle et présente une extrémité proximale bifurquée en deux têtes. La tête dorsale ou tubercule s'articule avec l'apophyse transverse : elle se continue en dehors avec le corps de la côte qui est aplati dorso-ventralement. La tête ventrale, séparée de la dorsale par une vaste échancrure comblée pendant la vie par une lame fibreuse mince, s'articule avec le corps de la vertèbre qui présente, pour la recevoir, une légère saillie en forme de tubercule excavé à son sommet. Cette tête ventrale, contrairement à la précédente, est aplatie d'avant en arrière et se rattache au corps de la côte en formant une lame mince, perpendiculaire à la lame constituée par le corps, de telle sorte que sur une section perpendiculaire de la côte faite dans le voisinage de ses deux têtes, on observe la disposition connue sous le nom de fer à T.

Pendant la vie le poumon entoure complètement la tête ventrale de la côte qui est comme enfouie dans son épaisseur,

parce que les deux parties du poumon déprimées par la tête ventrale se rapprochent l'une de l'autre au-dessus de celle-ci, et viennent se toucher en se plaçant dans l'échancrure existant entre les deux têtes.

La lame saillante qui s'étend de la tête ventrale à la tête dorsale et sur le coté externe de la côte, s'imprime à la surface du poumon en formant un sillon qui s'atténue progressivement en allant de dedans en dehors.

Il y a chez le Poulet cinq côtes vraies (de la troisième à la septième incluse), dont les trois premières seules ont une apophyse uncinée ; les deux dernières dépourvues de cette apophyse sont en rapport, au voisinage de la colonne, avec l'ilion qui atteint jusqu'au bord caudal de la sixième, tandis qu'il recouvre totalement la septième. Le poumon s'étend chez le Poulet adulte depuis la deuxième côte dont il atteint le bord caudal jusqu'en arrière de la sixième. Quatre côtes s'impriment fortement sur lui : les troisième, quatrième, cinquième et sixième (voy. fig. II et fig. 14 *b*). Dans d'autres cas, et en particulier chez les Oiseaux à corps plus allongé, le Canard, le nombre des côtes en rapport avec le poumon est plus considérable et s'étend jusqu'à six (fig. 31) ; il n'est que de cinq chez le Pigeon (fig. 20 *b*). Mais ces différences importent peu dans la structure générale qui reste la même dans ses traits essentiels.

Forme des poumons

La forme du poumon des Oiseaux que l'on peut étudier surtout sur les moulages métalliques (fig. II *a*, *b*, *c* et pl. XVIII à XX), présente ce caractère général que le poumon est toujours plus épais du coté médial en rapport avec la colonne, tandis qu'il s'amincit graduellement en s'avançant vers le dehors. Aussi, sur toutes les coupes transversales que l'on peut faire d'avant en arrière, le poumon présente-t-il toujours l'aspect d'une faux, dont la pointe est tournée en dehors, le

talon en dedans, le dos du côté dorsal et le tranchant du côté ventral. En d'autres termes, le poumon présente trois faces : une *face dorsale* convexe, une *face médiale* à peu près plane, une *face ventrale* concave. Il faut remarquer toutefois que dans sa partie craniale, très courte, le poumon n'offre point cet aspect sur les coupes : sa face ventrale n'est point ici concave, mais légèrement convexe. Cependant la brièveté de cette por-

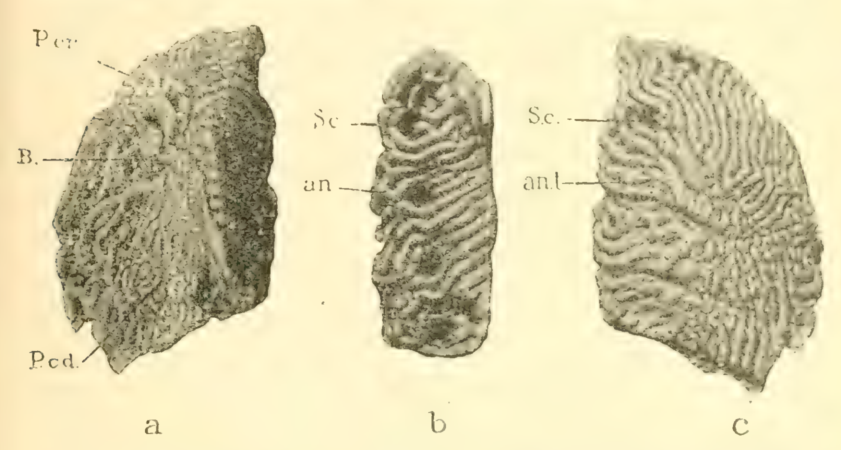


FIG. II. — Poumon de Poulet *Gallus domesticus* (L.) ; moulage métallique (Darcet), Gr. nat. — *a.*, face ventrale (poumon droit) ; *b.*, face médiale (poumon gauche) ; *c.*, face dorsale (poumon droit); *an*, circuits médiaux; *an. t.* anastomose transverse entre deux parabronches. *B.* bronche extra-pulmonaire ; *P. cr.* pente craniale ; *P. cd.*, pente caudale ; *S. c.*, sillons costaux et trous costaux.

tion craniale, permet de conserver la description ci-dessus qui répond à la plus grande partie du poumon.

La FACE DORSALE (*c*, fig. II) est marquée par les sillons costaux. La direction de ces sillons est, comme celle des côtes, oblique de dedans en dehors et d'avant en arrière. Leur nombre varie naturellement avec celui des côtes rencontrées par les poumons.

La FACE MÉDIALE (*b*, fig. II) est verticale, en rapport avec la colonne vertébrale et la lame osseuse interpulmonaire dont nous avons parlé. Chez les types à poumon court, comme le Poulet par exemple, cette face est à peu près quadrilatérale à angles mousses, c'est-à-dire que son épaisseur est sensible-

ment la même à ses extrémités qu'en son milieu. Dans les poumons plus allongés, comme celui du Canard, l'épaisseur va s'atténuant graduellement, depuis le milieu jusqu'aux extrémités craniale et caudale de cette face. Elle est occupée par des bronches verticales, de direction dorso-ventrale, toutes parallèles entre elles, et présente des trous arrondis, répondant aux têtes ventrales des côtes et circonscrits par les bronches verticales dont il a été parlé, ces bronches s'écartent au niveau des côtes pour les former, puis se rapprochent en dessus et en dessous d'eux, de façon à enfouir la tête costale dans le tissu pulmonaire.

La FACE VENTRALE du poumon (*a* fig. II), bien qu'elle soit d'une manière générale concave par rapport à la face dorsale, est en réalité assez compliquée et forme une pyramide triangulaire dont le sommet répond à l'entrée de la bronche dans le poumon : un des pans est formé par la face cranio-latérale du poumon un autre par une face médio-ventrale s'étendant de la bronche extra-pulmonaire à la face médiale ci-dessus décrite, le dernier enfin par la face caudale. Mais comme la face médiale de cette pyramide est très courte et que, au point de vue des rapports, tout ce qui est en avant de la bronche se comporte bien différemment de tout ce qui est situé caudalement à elle, on peut, pour plus de simplicité, diviser cette face en deux parties seulement : l'une craniale ou prébronchique, l'autre caudale ou postbronchique. Comme d'une manière générale aussi, le point de pénétration de la bronche dans le poumon répond à la partie la plus saillante de cette face ventrale et qu'à partir de lui toute la partie craniale du poumon est inclinée d'arrière en avant, et du ventre au dos tandis que la portion postbronchique est inclinée en sens inverse, on peut décrire simplement dans la face ventrale deux pentes, l'une *craniale* située en avant de la bronche, l'autre *caudale* placée derrière celle-ci. Ces deux parties, très visibles sur la fig. 14 *a*, sont d'autant plus légitimement distinguées que leurs rapports sont, comme on le verra plus loin, tout à fait

différents. Pour le moment on dira simplement que la pente craniale du poumon a une étendue assez variable dans les différents types. Elle est courte et presque verticale dans les poumons courts, comme celui du Geai (fig. 23 *a*). Elle est au contraire allongée et faiblement inclinée, comme dans le poumon très étendu du Canard (fig. 30 et 32). Elle peut du reste offrir une disposition un peu différente chez l'oiseau qui vient d'éclore et chez l'adulte. Ainsi, chez le petit Poulet à la naissance (fig. 12 *a*), elle est courte et verticale comme chez le Geai. Chez l'adulte, elle est faiblement inclinée et assez longue, ce qui est en accord avec le mode d'accroissement du poumon, qui paraît après la naissance s'étendre surtout du côté cranial, suivant le changement de forme de l'ensemble du tronc, qui, d'abord très ramassé, s'allonge ensuite comme on sait (fig. II *a* - fig. 14 *a*). J'ai déjà signalé cette forme de la face ventrale du poumon des Oiseaux, (A. JUILLET, 1911. *b*).

Diaphragme ornithique et plèvre

Il importe de bien préciser les rapports des poumons avec les parties qui les entourent, afin de fixer dès maintenant certains points très intéressants pour la physiologie de ces organes. Les poumons sont logés exclusivement, comme on l'a vu, dans la portion dorsale de la cavité thoracique et ne s'avancent que très peu sur les côtés de celle-ci. On a vu aussi que les côtes s'enfonçaient profondément dans le tissu pulmonaire puisque leurs têtes ventrales sont entièrement enfouies dans ce dernier. Cette disposition, la présence des sillons costaux profonds et bien marqués, permettent déjà de penser que les poumons ne jouent point dans la cage thoracique comme ils le font chez les Mammifères et conduit à envisager la constitution des *plèvres ornithiques*.

Cette constitution a été comprise de manières bien différentes par les divers auteurs qui ont traité ce sujet et dont les conceptions se ressentent forcément de l'état de la science au moment où ils ont écrit. Nous ne referons pas l'historique de ces différentes

opinions qui a été déjà fait par Bertelli (**1905**) et qui est sans intérêt, étant donné l'état très précaire des connaissances embryologiques à l'époque où toutes ces opinions contradictoires ont été émises. Aujourd'hui, grâce aux connaissances acquises sur le développement de la région thoracique, il est aisé de faire disparaître toutes ces contradictions et d'avoir une idée claire de la manière dont les choses, partant d'un état initial très voisin de celui que l'on observe chez les autres Amniotes où les poumons sont libres dans des cavités pleurales, sont arrivées à l'état qu'elles montrent chez les Oiseaux où les poumons sont plus ou moins soudés à la cage thoracique.

Nous suivrons pour faire cet exposé, le résumé qu'en a donné M. Vialleton (**1910**, p. 122) et qui permet de comprendre la disposition des principaux sacs aériens, telle qu'elle est aujourd'hui admise.

« Chez l'embryon de huit jours, les poumons se sont déjà développés et chacun d'eux, bourgeonnant surtout du côté dorsal du méso latéral qui le renferme, présente une surface dorsale convexe et une surface plane tournée du côté ventral. Cette dernière est occupée par une épaisse lame mésodermique dérivée du méso latéral et qui vient se souder aux parois latérales du corps, soit directement, soit par l'intermédiaire des plis des reins primitifs ou du septum transverse suivant les points. Les poumons sont donc placés maintenant de chaque côté de la ligne médiane dans une cavité limitée en dedans par le mésentère dorsal, latéralement par les parois du corps, ventralement par la lame mésodermique épaisse dont on vient de parler et qui, continue en avant avec la paroi dorsale du péricarde, est libre en arrière où elle s'arrête tout d'abord. Cette lame laisse ainsi pendant un certain temps un orifice étroit qui fait communiquer la cavité renfermant le poumon avec celle qui contient les viscères abdominaux. On peut la comparer au septum décrit plus haut chez les Tortues. Elle se continue plus tard en arrière, de manière à fermer complètement la cavité réservée au poumon.

Elle a reçu de Bertelli le nom de *diaphragme primaire.*

« Bientôt la disposition des parties change profondément par le développement des sacs aériens. Ces derniers sont des diverticules pulmonaires qui, comme l'a montré Bertelli, se développent à partir des bronches *dans l'épaisseur du diaphragme primaire* entraînant au-devant d'eux la face ventrale de ce dernier recouverte par le péritoine, tandis que sa face dorsale, en contact avec le poumon, continue à former un septum horizontal ayant les mêmes dispositions que le diaphragme primaire et qui constitue le diaphragme définitif. Ce dernier s'étend de la ligne médiane à la paroi latérale du corps de chaque côté, séparant complètement les poumons, logés en dessus de lui, du reste de la cavité du tronc. Ce septum présente sur ses bords réunis à la paroi thoracique de petits faisceaux musculaires capables de l'abaisser légèrement ; il a reçu de Sappey le nom de *diaphragme pulmonaire.* Bertelli le nomme *diaphragme ornithique.*

« Les sacs aériens s'étendent, d'une part, entre le diaphragme définitif contre lequel ils s'appliquent étroitement par leur face dorsale qui se confond avec lui et que leur épithélium tapisse, d'autre part ils s'accolent aux parois du corps ou à celles de différents viscères, comme on va le voir.

« Les sacs aériens sont au nombre de cinq de chaque côté. On peut les diviser (Bertelli) en trois groupes ; un groupe supérieur, comprenant deux sacs placés dans la partie craniale de la cavité du tronc (sacs supérieurs) ; un groupe moyen, composé également de deux sacs, et un groupe inférieur comprenant un seul sac.

« Les sacs du groupe supérieur sont placés l'un dorsalement, l'autre ventralement. Le sac dorsal, petit, se glisse en avant et, dépassant la clavicule, vient se placer à la base du cou. Les deux sacs droit et gauche de cette paire constituent les *sacs cervicaux* de Sappey. Les deux sacs supérieurs ventraux prennent un grand développement et occupent le côté ventral de la partie antérieure ou craniale du thorax. Ils se moulent

sur les viscères contenus dans cette cavité, les entourent et les écartent des parties dont ils étaient primitivement voisins. Ils se réunissent sur la ligne médiane en s'accolant l'un à l'autre, et la lame formée à ce niveau par leurs parois fusionnées se résorbe, de telle sorte que leurs cavités se confondent en une seule, le *réservoir interclaviculaire* de SAPPEY (considéré par lui comme un sac aérien impair). La trachée, les gros vaisseaux traversent librement cette cavité dans laquelle ils sont comme suspendus pour la raison indiquée plus haut. Le réservoir interclaviculaire émet un diverticule important, qui franchit la paroi latérale du thorax et vient s'épanouir entre elle et le muscle grand pectoral. On verra plus loin son rôle dans la respiration pendant le vol.

« Les sacs moyens de BERTELLI, appelés aussi *sacs diaphragmatiques* (SAPPEY), sont au nombre de deux de chaque côté. Le sac moyen supérieur (diaphragmatique antérieur) forme une petite loge quadrangulaire sur les coupes frontales, et qui est placée entre la paroi du corps et le péricarde. Le sac moyen inférieur (diaphragmatique postérieur) plus allongé, le suit en arrière et s'étend assez loin au delà du bord du sternum. Les parois médiales de ces deux sacs sont situées exactement dans le prolongement l'une de l'autre et forment de chaque côté une lame verticale qui s'étend obliquement de la partie moyenne du péricarde en avant jusque vers l'extrémité postérieure du corps. Les viscères abdominaux sont donc refoulés sur la ligne médiane entre ces deux lames qui les séparent en même temps du diaphragme définitif et qui complètent avec ce dernier la paroi de la cavité péritonéale du côté cranial. A cause de cela on considère ces deux lames comme faisant partie de l'appareil cloisonnant du cœlome et on les a comparées au diaphragme. Ce dernier était alors formé chez les Oiseaux de deux parties, l'une pleurale répondant au diaphragme pulmonaire, l'autre abdominable représentée par la paroi médiale des deux sacs moyens et qui a reçu le nom de *diaphragme thoraco-abdominal*. Cette dénomination explique

l'épithète de « diaphragmatiques » donnée aux sacs moyens qui contribuent par leur paroi médiale à former cette cloison.

« Le sac inférieur forme de chaque côté une poche très allongée qui dépasse encore en arrière les sacs moyens postérieurs, et atteint jusqu'aux vertèbres caudales. Il se place à la face ventrale des reins définitifs qu'il sépare des viscères intestinaux sous-jacents.

« Les parois de ces différents sacs forment donc des cloisons qui subdivisent d'une manière compliquée la cavité du tronc. Celles des sacs interclaviculaires et moyens antérieurs accolées limitent en arrière la cavité thoracique craniale dans laquelle sont placés la trachée, les gros vaisseaux et la base du péricarde. Les sacs moyens limitent de leur côté deux grandes cavités latérales droite et gauche dont chacune est cloisonnée par une lame formée par l'accolement de la paroi caudale du sac moyen antérieur avec la paroi craniale du sac moyen postérieur et une loge médiane dans laquelle sont renfermés les viscères abdominaux. Par conséquent, les parties antérieure et dorsale de la cavité du tronc des Oiseaux sont entièrement remplies d'air provenant soit des sacs supérieurs, soit des poumons et des cavités aériennes également ménagées sur les côtés (sacs moyens) et sur la paroi dorsale (sacs inférieurs) de la cavité viscérale de telle façon que le poids des viscères abdominaux est entièrement réparti sur la ligne médiane et du côté ventral. »

Au début, la face médiale et la face dorsale du poumon embryonnaire sont absolument libres et indépendantes de la paroi thoracique qui les environne. Il existe une véritable cavité pleurale, mais celle-ci est située tout entière du côté dorsal du diaphragme primaire.

Au fur et à mesure que l'oiseau se développe, cette cavité pleurale s'atrophie peu à peu ; des points de contact nombreux apparaissent entre la face dorsale des poumons et la paroi thoracique ; des adhérences s'établissent et l'endothélium pleural disparaît sur la plus grande partie de son étendue

pour ne persister qu'en de rares points où la fusion des deux parois viscérale et thoracique n'a pas été complète.

Bertelli (1905 p. 827) donne pour les plèvres la description suivante :

« Les poumons sont adhérents et unis plus ou moins étroitement aux parois de ces cavités (cavités pleurales). La plèvre pariétale comprend deux portions, costale et médiastinique, et il n'y a pas de plèvre diaphragmatique à cause de la fusion du poumon et du diaphragme.

Les surfaces dorsales et médiastinales des poumons sont adossées et unies aux parois de la cavité thoracique. L'adossement se rencontre sur toute la surface, l'union s'effectue ou bien par des lamelles et des filaments conjonctifs qui laissent entre eux des surfaces libres des feuillets pleuraux ou par une fusion plus étendue de ces feuillets.

Chez les Gallinacées la surface dorsale est unie au thorax par des lamelles ou filaments peu nombreux qui laissent de grandes surfaces libres de la cavité pleurale. Au voisinage du bord latéral du poumon les deux plèvres se fusionnent. En dehors des points ainsi fondus tout le reste de la plèvre est libre, revêtu d'épithélium.

Dans les oiseaux où l'adhérence des plèvres se fait par fusion celle-ci, très étendue, est variable. Chez *Numenius arcuata* la surface des poumons est lâchement unie à l'extrémité supérieure des côtes où elle est lisse et largement revêtue d'épithélium. Il y a aussi des aires d'épithélium chez la Pie. Chez le Pigeon, la surface dorsale est fusionnée : il existe des aires épithéliales abondantes dans les sillons costaux, très rares ailleurs.

Dans d'autres Oiseaux, la fusion est étendue et on ne peut mettre en évidence que de rares aires épithéliales (*Anas boschas*, *Passer Italiæ*, *Hirundo rustica*). La couche connective qui unit les poumons au thorax est bien développée dans *Buteo vulgaris* et encore mieux dans le Cygne.

Chez tous les individus la partie sillonnée par les côtes est unie moins intimement.

Sur le médiastin, c'est la même chose. »

La partie de la cavité pleurale appelée par Bertelli « médiastine » répond à notre face médiale. Il importe de faire remarquer les différences qu'elle présente avec la partie médiastinale du poumon des Mammifères, et qui sont dues à la constitution spéciale du squelette thoracique.

En effet, tandis que chez les Mammifères les poumons dépassent largement du côté ventral la colonne vertébrale au devant de laquelle se placent l'aorte et l'œsophage avec lesquels ils entrent plus ou moins en rapport, chez les Oiseaux, à cause de la crête osseuse ventrale placée sur le corps des vertèbres thoraciques, les organes qui étaient en rapport chez les Mammifères avec ces corps de vertèbres sont fortement repoussés du côté ventral. Comme la face ventrale des poumons ne dépasse point le bord de cette crête osseuse, il en résulte que l'aorte et l'œsophage au lieu d'être logés entre les deux poumons sont placés tout à fait ventralement par rapport à ceux-ci, et n'ont rien à faire avec leur face médiale qui est absolument contiguë avec celle du poumon opposé dont elle n'est séparée que par les crêtes osseuses.

Ainsi sont déterminés les rapports des faces dorsales et médiales des poumons. Ceux de leur face ventrale sont beaucoup plus compliqués à cause du nombre des viscères avec lesquels elles entrent en contact.

Rapports de la face ventrale des poumons

Pour étudier convenablement les rapports de la face ventrale des poumons, il faut employer la méthode indiquée p. 216, c'est-à-dire, se servir d'un animal préalablement injecté à l'alcool et durci par un séjour d'au moins quarante huit heures dans ce réactif. Les muscles des ailes et le bréchet ayant été enlevés avec soin, on ouvre le thorax en détachant avec beaucoup de précautions le plastron sternal, sciant avec une scie d'horloger les parties dures, de façon à suivre très exactement

la face profonde du sternum et à ne point déchirer les cloisons séparatives des sacs qui viennent s'y attacher. Il est bon d'enlever d'abord seulement la partie caudale du sternum, en laissant intacte sa partie craniale en rapport avec les côtes et les coracoïdes ; puis on désarticule ces derniers et on les enlève en même temps que l'omoplate. Les viscères sont alors suffisamment dégagés pour que l'on ne risque point de déchirer leurs enveloppes ou leurs ligaments lorsqu'on achèvera l'ouverture du thorax, ce qui se fait en enlevant à la scie d'horloger le reste du sternum (1).

On voit alors le péricarde qui est à peine ouvert sur sa face ventrale si l'opération a été bien conduite, puis, en avant du péricarde on découvre une sorte de cavité qui s'étend de chaque côté de la base du cœur, jusque sur les côtés du cou et qui répond au sac interclaviculaire. De chaque côté du péricarde on distingue deux lames qui s'insèrent sur lui à peu près au niveau de la base des ventricules et se dirigent de là, d'avant en arrière et de dedans en dehors. Ce sont les diaphragmes thoraco-abdominaux qui limitent en dedans les sacs diaphragmatiques antérieurs et postérieurs qui ne se distinguent tout d'abord pas l'un de l'autre parce qu'ils ne sont point ouverts.

Entre le diaphragme thoraco-abdominal de chaque côté et le péricarde, se loge le lobe correspondant du foie qui remonte ainsi très loin du côté du cœur dont la pointe est entourée par les lobes hépatiques. Cette disposition mérite d'être signalée comme un trait reptilien de la topographie viscérale des Oiseaux En effet, elle ne se rencontre jamais chez les Mammifères où le cœur est toujours nettement séparé du foie par le diaphragme et n'est point entouré de tissu hépatique.

Pour poursuivre l'étude des rapports, il faut maintenant enlever la plus grande partie du cœur et du foie puis ouvrir

(1) Pour suivre cette description, il est bon de s'aider de la figure de STRASSER, reproduite par WIEDERSHEIM (fig. 297, 1906) et par VIALLETON (fig. 76, 1911) ou encore de la figure 3, pl. IV de SAPPEY (1847). N'ayant pu mieux faire que ces auteurs, dont les dessins ne sont d'ailleurs pas parfaits à cause des difficultés résultant des reliefs et de la transparence de certaines parties, comme a paroi dorsale du sac interclaviculaire, j'ai renoncé à donner une figure personnelle.

les sacs diaphragmatiques. Mais comme il importe avant tout de ne point déchirer les fines membranes qui cloisonnent la cavité viscérale, il faut enlever les organes avec beaucoup de précautions et le meilleur moyen d'opérer consiste à morceler les viscères en petits fragments que l'on enlève à la pince. On écarte ainsi les ventricules tout entiers, en gardant les gros troncs aortiques et pulmonaires dans leur trajet intrapéricardique et en conservant les oreillettes avec leurs orifices veineux. Le sang coagulé qui les remplit est enlevé par fragments à la pince et de cette façon les embouchures des gros troncs vasculaires restent parfaitement en place, tandis que le péricarde transparent laisse voir les parties placées sur son côté dorsal. Les lobes droit et gauche du foie sont enlevés de même par morcellement. Enfin les sacs diaphragmatiques sont ouverts. On voit dès lors que, en dehors du péricarde, les parties en rapport avec la face ventrale des poumons sont avant tout les sacs aériens avec les viscères qui les traversent comme c'est le cas pour le sac interclaviculaire.

Sac interclaviculaire. — Le sac interclaviculaire, formé comme on sait par la réunion sur la ligne médiane de deux sacs primitivement distincts, occupe toute la partie ventrale de la cavité thoracique comprise entre la base du péricarde d'une part, et la clavicule de l'autre. Il se prolonge un peu latéralement du côté caudal, de chaque côté de la base du péricarde ou du cœur qu'il entoure jusque vers sa partie moyenne ; il envoie aussi en dehors du thorax un prolongement très important, le sac sous-pectoral, mais nous n'avons pas à nous occuper de ce dernier.

Il est limité en arrière dans sa partie médiale par le péricarde, dans ses parties latérales par une cloison formée par l'accolement de sa paroi avec celle du sac diaphragmatique antérieur. Sa voûte ou son toit, que l'on voit de face sur l'animal couché sur le dos, est à peu près plane, mais est parcourue par divers organes plus ou moins saillants sur elle et qui lui sont rattachés par des mésos complets ou fenêtrés.

Sur la ligne médiane, on trouve d'abord la trachée fortement saillante et accolée à l'œsophage et aux muscles du cou que recouvre la paroi du sac interclaviculaire. Puis vient la bifurcation de la trachée en ses deux bronches extrapulmonaires qui, elles, passent librement sur la paroi dorsale du sac sans contracter adhérence avec lui. Avant la bifurcation de la trachée, on voit s'insérer sur elle deux muscles obliques de dedans en dehors et d'avant en arrière, qui traversent librement la cavité du sac interclaviculaire pour venir s'insérer sur la paroi latérale de la cage thoracique. Ce sont les muscles du syrinx. Ils constituent les organes les plus ventraux contenus dans la cavité du sac et se placent ventralement au tronc de l'artère axillaire. En dehors de la trachée et de ses muscles, la cavité du sac est encore traversée par les deux troncs artériels brachio-céphaliques qui font saillie en dedans d'elle jusque vers leur bifurcation en artère carotide et artère axillaire, les carotides se confondent peu à peu avec la paroi dorsale du sac. Plus dorsalement se trouvent les troncs droit et gauche des veines caves supérieures, qui font moins saillie dans la cavité du sac et sont plus intimement soudés à sa paroi dorsale. En avant, sur le toit, se trouve la glande thyroïde recouverte par la paroi dorsale du sac mais facile à reconnaître cependant à la saillie ovalaire qu'elle forme entre la veine jugulaire et la carotide.

Toute la partie de la paroi dorsale du sac interclaviculaire, située en avant du tronc artériel brachio-céphalique n'est point en rapport avec le poumon ; elle est tendue ventralement à la cavité des sacs cervicaux qui occupent la portion dorsale et craniale de la cage thoracique. Le sac interclaviculaire n'est en rapport avec le poumon que sur une partie très limitée de ce dernier, à savoir au niveau du cul-de-sac latéral qu'il forme de chaque côté de la base du péricarde. Là, sur une très courte étendue comprise entre la paroi postérieure du sac interclaviculaire et la veine cave supérieure continuée par la veine axillaire, le toit du sac interclaviculaire s'applique sur la partie de la pente craniale qui confine immédiatement à l'arête

la séparant de la pente caudale. Mais ce contact est limité à une faible portion du poumon, la plus grande partie de la pente craniale étant en rapport immédiat avec le sac cervical du même côté, ce qui nous conduit à étudier la disposition des sacs cervicaux.

Sac cervical. — Il est facile d'apercevoir à travers la mince paroi dorsale du sac interclaviculaire la cavité des sacs cervicaux situés de chaque côté de la base du cou. Pour étudier ces sacs, on introduit d'abord dans leur cavité une sonde cannelée, que l'on y fait pénétrer par l'orifice créé dans ces sacs par la section transversale du cou, faite un peu en avant du thorax. On fait saillir la paroi du sac cervical avec l'extrémité mousse de la sonde et l'on se rend compte ainsi de l'étendue de chaque sac cervical, puis on coupe sur la sonde cannelée la membrane qui sépare les deux sacs interclaviculaire et cervical l'un de l'autre, et de chaque côté apparaît alors la cavité du sac cervical. Les rapports des sacs cervicaux sont un peu différents à droite et à gauche : à droite, le sac recouvre la plus grande partie de la pente craniale du poumon, puis s'étend entre la base du cou et l'extrémité de la cage thoracique par laquelle il passe dans le cou. Il est limité en dehors par la partie craniale de la cage thoracique, en dedans par l'œsophage rattaché aux muscles prévertébraux par un court méso. En arrière il présente un petit cul-de-sac latéral court qui s'applique contre la convexité de la crosse aortique et revêt la face dorsale de la veine cave supérieure droite ; en dedans il se prolonge beaucoup en arrière sous la forme d'un conduit cylindrique large qui s'enfonce entre la face médio-ventrale du poumon droit et l'œsophage (voir fig. III). A gauche, la portion craniale du sac est en rapport avec le bord gauche de l'œsophage rejeté plus fortement à droite, le sac paraît moins volumineux et présente comme le sac correspondant deux culs-de-sac postérieurs, l'un latéral plus petit, s'étendant dorsalement au tronc de la veine cave supérieure gauche, l'autre en forme de conduit, glissant sur le côté de l'œsophage et terminé en

cul-de-sac comme son homologue du côté opposé. Ce conduit est séparé du conduit droit par le méso œsophagien dont il a été question. Mais par suite de la situation plus à droite de l'œsophage, le méso s'insère sur le côté gauche de cette portion du tube digestif, de sorte que la paroi ventrale de ce cul-de-sac est moins nettement formée par l'œsophage qu'elle ne l'est du côté droit.

Les deux sacs cervicaux peuvent communiquer entre eux sur la ligne médiane, dorsalement à l'œsophage, comme l'a déjà dit CAMPANA (1875).

Cette situation du sac cervical sur le côté dorsal du sac interclaviculaire est très importante et doit être bien retenue pour comprendre exactement les rapports de la plus grande partie de la pente craniale du poumon. Cette disposition tout à fait dorsale du sac cervical est bien exprimée par le nom même imposé à ce sac par BERTELLI qui l'a appelé « sac supérieur dorsal » mais qui néanmoins l'a méconnu dans sa figure I Tav. LXXIX qui représente le diaphragme ornithique. NATALIS GUILLOT (1846) seul a bien représenté ce point important de la disposition des sacs, lorsque dans sa figure 2, Pl. IV, de beaucoup la plus exacte que nous possédions du toit du sac interclaviculaire, il montre, en incisant ce dernier du côté gauche, la cavité du sac cervical qui lui est sous jacent.

La pente craniale du poumon est assez courte, elle ne s'étend pas au delà du tronc de l'artère axillaire qui forme sa limite antérieure, sa surface n'est point concave et lisse comme celle de la pente caudale, mais elle présente une saillie médiane formée par la bronche qui donne naissance au sac cervical antérieur. De plus, sur le poumon droit, elle présente à son bord médial l'empreinte très marquée de la crosse aortique.

SAC DIAPHRAGMATIQUE ANTÉRIEUR. — Sur les coupes frontales qui ouvrent largement la cavité du sac diaphragmatique antérieur, ce dernier a la forme d'un rhomboèdre présentant un bord cranial et un bord caudal obliques de dedans en dehors

et d'avant en arrière, puis deux bords, latéral et médial, parallèles entre eux. Ce sont la paroi latérale du thorax d'une part, le diaphragme thoraco-abdominal d'autre part. Le sac diaphragmatique antérieur recouvre à peu près toute la pente caudale du poumon, le sac diaphragmatique postérieur n'étant en rapport avec elle que par une partie très étroite, sur le bord latéral et caudal de cette face, comme on peut le voir sur la fig. III qui représente schématiquement les rapports des sacs avec la face ventrale. Le toit de la cavité du sac diaphragmatique antérieur a donc la forme d'une voûte à concavité tournée ventralement et qui répond à la pente caudale du poumon. Cette pente est en rapport avec la face dorsale des lobes hépatiques immédiatement sous-jacents aux sacs et qui, lorsque ceux-ci ne sont pas distendus d'une manière forcée, doit se mouler en quelque sorte sur le poumon dont elle n'est séparée que par une mince lame d'air. Owen (1835 et 1866) avait signalé ce rapport des sacs diaphragmatiques en l'exprimant par le terme de « sacs hépatiques » à l'aide duquel il les désignait.

La paroi craniale des sacs diaphragmatiques antérieurs mérite d'attirer l'attention premièrement parce qu'elle est en rapport très intime avec la crête qui sépare les deux pentes pulmonaires l'une de l'autre, et a par conséquent une relation topographique très importante avec la configuration générale du poumon, en second lieu, parce que dans sa partie dorsale et médiane, elle donne passage au conduit aérien du sac interclaviculaire.

On peut lui décrire deux parties. L'une latérale qui s'étend de la paroi thoracique au péricarde, et qui répond au bord cranial oblique du rhomboèdre, formé par la coupe frontale du sac diaphragmatique antérieur, l'autre dorso-médiale, comprise entre les vaisseaux pulmonaires et le péricarde, et qui donne précisément passage au conduit aérien sus-nommé. La partie latérale formée par l'adossement de la paroi caudale du sac interclaviculaire et de la paroi craniale du sac diaphragmatique antérieur ne nécessite pas de description spéciale.

C'est une lame oblique simple. Mais il n'en est plus de même de la paroi dorso-médiale qui est extrêmement compliquée. Elle est formée en effet par le paquet vasculaire qui s'étend du

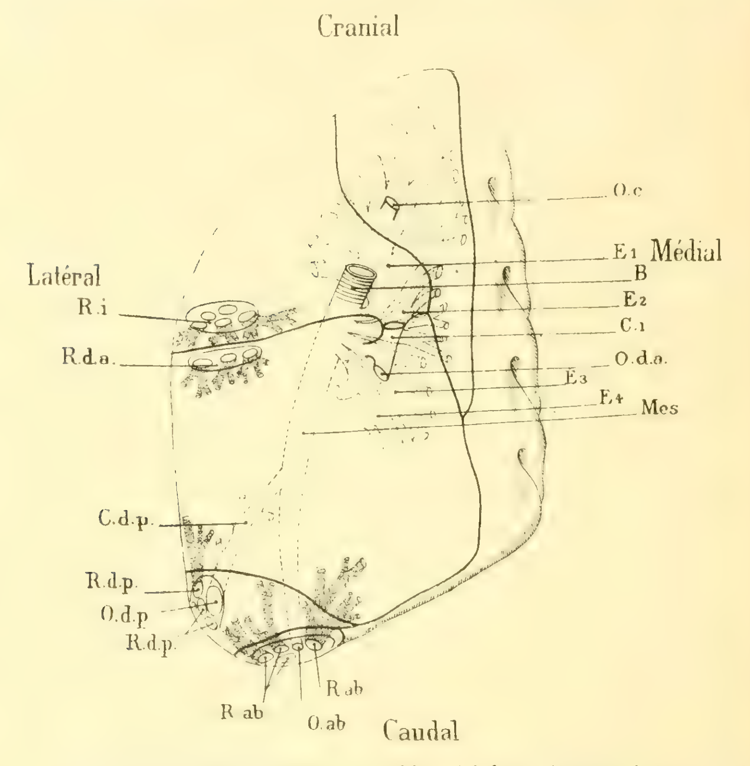


Fig. III. — Schéma montrant les rapports des sacs aériens et de leurs orifices avec la face ventrale du poumon chez le Poulet. Gr. = 1 × 1,5. — *B.* bronche extra-pulmonaire ; *C.d.p.*, canal direct du sac diaphragmatique postérieur ; *C.i.*, canal du sac interclaviculaire ; E_1, E_2, E_3, E_4, première, deuxième, troisième et quatrième entobronches ; *Mes.* mésobronche ; *O.ab.*, orifice direct du sac abdominal ; *O.c.*, orifice direct du sac cervical ; *O.d.a.*, orifice direct du sac diaphragmatique antérieur ; *O.d.p.*, orifice direct du sac diaphragmatique postérieur ; *R.ab.*, orifices récurrents du sac abdominal ; *R.d.a.*, orifice récurrent du sac diaphragmatique antérieur ; *R.d.p.*, orifices récurrents du sac diaphragmatique postérieur ; *R.i.*, orifice récurrent du sac interclaviculaire.

cœur au poumon, et qui comprend : l'artère pulmonaire cranialement, la veine pulmonaire du côté caudal et entre les deux la bronche extrapulmonaire qui pénètre avec les vaisseaux dans le poumon. De plus elle est incomplète, puisqu'elle présente comme on l'a déjà dit un orifice, le conduit aérien du sac

interclaviculaire, qui mène dans ce dernier et fait communiquer les deux sacs interclaviculaire et diaphragmatique antérieur (voy. fig. III). Pour voir cette communication, on coupe les gros troncs artériels transversalement au niveau de la bifurcation de la trachée et on les relève de façon à mettre en évidence ce qu'ils cachaient.

On aperçoit alors la face dorsale du péricarde séparée des bronches extrapulmonaires et des organes sous-jacents à celle-ci par un espace appartenant au sac interclaviculaire. Cet espace continu et impair dans sa portion craniale qui fait immédiatement suite à la bifurcation de la trachée, est au contraire cloisonné dans sa partie caudale par une lame médiane qui s'attache d'une part au péricarde, d'autre part au tube digestif. Du côté caudal, cet espace se prolonge par une sorte de canal ou de tunnel, qui passe dorsalement à la veine pulmonaire et qui vient s'ouvrir dans le sac diaphragmatique antérieur au niveau de son orifice dont il semble constituer en quelque sorte la continuation. C'est le conduit aérien du sac interclaviculaire ou *canal interclaviculaire*. Il a été décrit pour la première fois par CAMPANA (1875). On le voit bien sur la fig. 17 où il se présente sous la forme d'une tige verticale placée en dedans de la bronche extra-pulmonaire. Il est représenté également d'une manière schématique dans les fig. XV, XVI et XVII.

Pour terminer la description de la paroi caudale du sac interclaviculaire, il ne reste plus qu'à mentionner sa partie médiale située en dedans du canal interclaviculaire et qui est constituée en majeure partie par la portion craniale de la base du péricarde.

Il est à remarquer que la bronche extrapulmonaire passe librement en avant de cette paroi, ce qui, étant donnée l'indépendance de la bronche du côté dorsal, indique que cette bronche a du être enserrée entre deux bourgeons du sac interclaviculaire placés l'un dorsalement, l'autre ventralement à elle, et qui ont été certainement indépendants durant un certain temps, avant l'accroissement des cavités qu'ils renfer-

maient et leur confluence autour de la bronche qu'elles enveloppaient.

L'embryologie confirmera d'ailleurs cette interprétation.

Sac diaphragmatique postérieur. — Le sac diaphragmatique postérieur a, sur les coupes frontales une forme triangulaire avec une base tournée cranialement, et un sommet caudal. La base est formée par l'accollement de la paroi caudale du sac diaphragmatique antérieur avec la paroi craniale du sac diaphragmatique postérieur. Elle n'est autre que le bord postérieur du rhomboèdre précédemment décrit. Le bord médial est formé par le diaphragme thoraco-abdominal, le bord latéral par la paroi thoracique. La voûte de ce sac n'est en rapport, comme il a été dit, qu'avec une étendue très restreinte de la face ventrale du poumon et en particulier avec un petit espace triangulaire dont la base est tournée du côté de la paroi thoracique et dont le sommet est sur le bord caudal du poumon (voy. fig. III).

Sac abdominal. — Le sac abdominal, situé dorsalement par rapport à ceux qui viennent d'être étudiés jusqu'ici, n'a aucune relation avec la face ventrale du poumon et se trouve tout entier sur le bord caudal de cet organe. Il est séparé du sac diaphragmatique postérieur par une crête fibreuse saillante qui s'attache au bord caudal de la face ventrale du poumon : puis il s'étend de là en arrière et perd presque immédiatement contact avec le tissu pulmonaire ; il n'a par conséquent pas d'intérêt au point de vue où nous nous sommes placés.

RÉSUMÉ

Après la description qui vient d'être donnée des rapports des différents sacs avec le poumon, il est facile de reprendre l'étude de la face ventrale de cet organe envisagée dans son ensemble. Cette étude est d'autant plus nécessaire que les auteurs, même

les plus récents, ont très mal représenté les choses dans leurs descriptions et dans leurs figures. Ceux-là seuls se sont occupés de cette question qui ont traité de l'anatomie du diaphragme ornithique. Sans reprendre une à une leurs observations, il suffit de montrer l'erreur commise par deux des auteurs qui ont le plus exactement étudié la question pour faire voir combien notre travail conduit à une conception différente de celle admise jusqu'ici. BERTELLI (**1905**) aussi bien que SAPPEY (**1847**) représentent tous deux la face ventrale du poumon comme occupée par une lame horizontale formant une sorte de voûte à concavité ventrale qui divise la cavité thoracique, en une partie dorsale renfermant le poumon et une partie ventrale occupée par les sacs aériens et les viscères. A cette lame ils ont donné le nom de diaphragme : « diaphragme ornithique » (BERTELLI), « diaphragme pulmonaire » (SAPPEY). Si l'on compare la figure 1 Tav. LXXIX de BERTELLI qui se rapporte au Poulet et les figures 3, Pl. 1 et fig.1, Pl. 2, de SAPPEY qui concernent toutes deux le Canard, on voit que pour ces deux auteurs, le diaphragme horizontal tendu sur la face ventrale des poumons va depuis la première côte en avant jusqu'au bord caudal du poumon en formant une lame absolument continue. Or, il est clair que cette lame n'est point du tout une unité anatomique, qu'elle ne forme point un organe distinct, mais qu'elle résulte de la réunion de plusieurs lames différentes décrites séparément ci-dessus. Le diaphragme représenté par SAPPEY et par BERTELLI est un artefact anatomique résultant d'une dissection trop complète des sacs, et évidemment aussi de la tendance à retrouver dans l'appareil pulmonaire des Oiseaux, une membrane capable de jouer le rôle du diaphragme musculaire des Mammifères. La complication des parties en présence, la difficulté de représenter par le dessin les cavités des sacs et les accidents très nombreux de surfaces avoisinantes expliquent aisément la facilité de créer des lames en partie artificielles comme l'est le diaphragme total de ces auteurs; et si nous comparons la figure 3, Pl. IV, de

Sappey qui représente les viscères en place et les sacs ouverts, avec sa figure 3, Pl. I, qui représente le diaphragme, nous voyons clairement que toute la surface qui entoure les bronches, pour ne parler que de celle-là, a été fortement schématisée dans cette dernière figure, les saillies des troncs carotidiens et de la thyroïde ne sont plus représentées et les troncs vasculaires qui pénètrent dans le poumon sont évidemment eux-mêmes schématisés, enfin l'œsophage n'est point figuré. Il ne l'est pas davantage dans le dessin de Bertelli.

Il est clair que dans les figures de ces auteurs, la lame formée par l'accolement des parois caudales du sac interclaviculaire et craniale du sac diaphragmatique antérieur a été détruite sans laisser de traces, ce qui pourrait tenir du reste à ce que la préparation a été faite sur le frais où la rétractibilité des membranes fait aisément disparaître des lambeaux coupés à quelque distance de leur insertion. Il est clair aussi que toute la partie craniale du diaphragme décrit par Sappey et Bertelli, c'est-à-dire toute la partie située en avant du hile du poumon, n'est point comme la partie caudale du même diaphragme, en rapport direct avec la surface pulmonaire ; elle en est séparée par toute la cavité du sac cervical de chaque côté, et cette prétendue partie craniale n'est autre chose que la paroi dorsale du sac interclaviculaire, unie à la paroi ventrale du sac cervical et formant la voûte du sac interclaviculaire. Bertelli, comme Sappey, a absolument méconnu la direction de la pente craniale du poumon, et ne s'est point rendu compte de l'intervalle qui la sépare de cette voûte. Or, la pente craniale du poumon qui est souvent si courte que l'on ne peut lui attribuer une longueur dans le sens longitudinal, n'offre point comme la pente caudale de revêtement comparable à un diaphragme, elle est recouverte simplement par la paroi dorsale du sac cervical, dans laquelle rien ne peut être représenté comme un diaphragme véritable. En effet la forme légèrement convexe ventralement de la face ventrale du poumon, dans sa pente craniale, s'oppose complètement à ce que l'on puisse comparer

le feuillet dorsal du sac cervical qui la revêt, au diaphragme qui recouvre la pente caudale.

Pente craniale et pente caudale de la face ventrale du poumon ont donc toutes deux des rapports spéciaux et très différents pour l'une et pour l'autre. La pente caudale seule est en rapport avec le diaphragme ornithique qui, chez le Poulet, est formé exclusivement par la voûte du sac diaphragmatique antérieur, et d'ailleurs le rôle même de ce diaphragme est des plus douteux. Les principaux résultats exposés dans ce résumé ont déjà été publiés dans ma note du 29 juillet 1911 (A. JUILLET, **1911** *d*).

CHAPITRE II

PRINCIPALES VOIES AÉRIENNES INTRAPULMONAIRES

Étude macroscopique

Lorsqu'on isole un poumon sur un animal injecté à l'alcool selon le procédé indiqué p. 210, il forme un organe spongieux de consistance faible, revêtu sur toute sa surface d'une mince couche conjonctive lisse et continue, sauf au niveau des orifices des sacs aériens dont on parlera plus tard. A travers cette mince paroi conjonctive, on aperçoit sur toute la surface du poumon et particulièrement sur la face ventrale, un dessin formé par les conduits aériens vides et par le parenchyme pulmonaire de couleur jaunâtre qui leur est interposé. Sur la pente craniale, les voies aériennes forment des conduits disposés en éventail. Sur la pente caudale au contraire, ces conduits très flexueux s'ouvrent les uns dans les autres en formant un véritable labyrinthe de voies aériennes séparées par des bandes également flexueuses et entrelacées de parenchyme pulmonaire. Cet aspect si particulier, si différent de celui des autres poumons qui mon-

trent toujours une tendance à la formation de lobules polygonaux, si nets chez les Mammifères, est encore augmentée par le fait que plusieurs gros troncs bronchiques se distinguent aisément sur la face ventrale et montrent des caractères tout à fait particuliers. En effet, immédiatement sous-jacents à la membrane connective, ils n'offrent du côté ventral qu'une paroi très mince, absolument dépourvue de canalicules aérifères (parenchyme pulmonaire). A travers cette paroi, on aperçoit facilement de nombreux orifices, très visibles à l'œil nu, qui criblent leur face dorsale et conduisent dans le parenchyme pulmonaire qui la revêt.

Ainsi un premier trait caractéristique du poumon des Oiseaux consiste dans la position très superficielle des grosses bronches, et dans la présence de bronches ou de conduits aériens tout à fait périphériques, de calibre assez développé cependant pour être suivis à l'œil nu et pouvoir être rattachés à leurs troncs originels sans autre préparation. La minceur de la paroi connective qui recouvre à la surface du poumon ces voies aériennes de différents calibres, et la facilité avec laquelle on les déchire, permettent de saisir tout d'abord un caractère très particulier du poumon des Oiseaux, à savoir que ce poumon est perforé par une série de conduits grossiers qui viennent jusqu'auprès de sa surface et que par le fait, son parenchyme est beaucoup plus perméable que celui des poumons des Mammifères.

Mais les préparations simplement fixées à l'alcool, selon le procédé indiqué, sont insuffisantes pour permettre d'étudier l'anatomie de ces voies aériennes. Elles ne peuvent être employées que pour l'étude des gros troncs qui font immédiatement suite à la bronche extra-pulmonaire lorsqu'elle est entrée dans le poumon.

Si on ouvre le poumon sur une sonde cannelée enfoncée dans la bronche intra-pulmonaire, on distingue facilement les gros troncs qui naissent sur cette dernière, et l'on voit aussi que ces troncs se dirigent immédiatement vers la périphérie

où ils s'étalent, tandis que dans le centre du poumon il en existe un seul qui continue à peu près la direction de la bronche extra-pulmonaire et forme la bronche souche ou « mésobronche » des auteurs.

La bronche extra-pulmonaire est dirigée de dedans en dehors. Dès qu'elle est entrée dans le poumon elle est remplacée par le *vestibule.*

VESTIBULE. — Le vestibule est un conduit court, dirigé ventro-dorsalement et cranio-caudalement, qui ne continue pas tout à fait la direction de la bronche extra-pulmonaire, mais se rapproche un peu plus de la ligne médiane, formant avec la bronche un angle très obtus pour se rapprocher de la partie médiale du poumon, dont il s'écarterait s'il continuait à cheminer dans le même sens. Pour certains auteurs il constitue un léger renflement ovalaire : chez le Poulet il ne se distingue point ainsi par un changement de calibre, mais seulement par la constitution histologique de ses parois, comme on le verra. Il répond à la partie du tronc aérien intrapulmonaire où naissent les entobronches (fig. 1). Le vestibule se termine au bord cranial de la première ectobronche, et se distingue très bien des autres voies aériennes parce que dans toute son étendue, mesurant chez le Poulet sept millimètres environ, sa surface interne est parfaitement lisse et continue, et ne présente pas d'autres trous que ceux des entobronches. Il est muni du côté dorsal d'un certain nombre d'anneaux cartilagineux comparables à ceux de la bronche extra-pulmonaire. Sur son bord médial, le vestibule porte d'habitude quatre gros orifices bronchiques disposés d'avant en arrière et séparés l'un de l'autre seulement par un éperon vertical qui ne fait point saillie dans la lumière du vestibule : ce sont les orifices des entobronches.

MÉSOBRONCHE. — Le vestibule est continué par la mésobronche, laquelle située dans la profondeur du poumon, beaucoup plus près du côté dorsal que du côté ventral, se porte vers le bord caudal du poumon en décrivant une ligne

légèrement courbe et vient se terminer sur ce bord au niveau de l'orifice du sac abdominal (ostium posterius.)

La mésobronche se distingue du vestibule non seulement par son calibre régulièrement décroissant, mais par sa paroi interne, non plus lisse et continue comme celle du vestibule, mais criblée d'orifices plus ou moins larges formés par les parabronches. D'autres orifices plus importants se trouvent encore sur le bord médio-dorsal de la mésobronche : ce sont les orifices des ectobronches, au nombre de six à huit chez le Poulet (fig. 3). Ces orifices se succèdent dans l'ordre suivant : le premier, à partir du côté cranial est large, arrondi et placé bien exactement sur la face dorsale de la mésobronche : deux autres conduits à peu près du même diamètre le suivent, séparés l'un de l'autre par une bande étroite qui ne fait pas saillie dans la lumière de la mésobronche. Ces orifices ne sont pas placés exactement sur la même ligne droite que le précédent, mais se détachent en dedans de cette ligne, se rapprochant ainsi du bord médial de la mésobronche, et cette disposition se poursuit jusqu'au cinquième orifice qui est placé tout à fait sur le bord médial. La quatrième ectobronche est séparée de la troisième par un intervalle plus large que celui qui est compris entre les premières ectobronches. L'intervalle situé entre les quatrième et cinquième est encore plus développé. Après la cinquième ectobronche on distingue encore deux ou trois orifices de grosseur intermédiaire entre ceux des ectobronches précédentes et les orifices des parabronches qui criblent le reste de la mésobronche. Ces orifices appartiennent à la sixième ectobronche et à quelques bronches dorsales qui se distinguent mal des parabronches avoisinantes. Elles deviendront peut-être, chez les espèces à poumon plus allongé, des troncs bien distincts à ajouter aux six premières ectobronches.

Les faces ventrales et latérales pe la mésobronche qui sont en dehors de l'insertion des grosses bronches dont il vient d'être question, se montrent criblées d'une série de trous de diamètre

inférieur à celui des ectobronches, ce sont les orifices de parabronches dont on parlera plus loin. Sur le bord externe de la mésobronche on distingue, parmi ces orifices, quelques-uns plus volumineux et de dimensions intermédiaires entre celles des orifices ectobronchiques et des orifices parabronchiques ordinaires. Ils appartiennent à un petit nombre de bronches dirigées vers le bord latéral du poumon et qui forment pour Campana (1875) un groupe bronchique particulier auquel il a donné le nom de « bronches secondaires externes ». A cause de leurs faibles dimensions, ces bronches sont difficiles à distinguer chez l'adulte, au milieu des bronches qui les environnent ou qui en partent, mais elles ont évidemment une importance particulière parce qu'elles apparaissent de bonne heure chez l'embryon, sur la face externe de la mésobronche : on en reparlera plus loin. L'une d'entre elles forme le *canal direct du sac diaphragmatique postérieur*.

Ce canal est caractérisé par ce fait que son calibre croît d'avant en arrière, si bien que l'on pourrait considérer sa portion distale comme une partie du sac diaphragmatique postérieur enfermée dans le poumon et cela pour deux raisons, premièrement à cause de sa largeur qui contraste vivement avec celle des grosses bronches qu'elle dépasse beaucoup lorsqu'elle arrive vers le diaphragme pulmonaire, et secondement parce que ses dimensions sont en quelque sorte inverses de celles des grosses bronches, puisqu'elles vont en croissant à mesure que ce canal s'éloigne de son point d'origine. Nous reviendrons plus loin sur ce canal.

L'injection à l'alcool permet de suivre l'origine des troncs bronchiques, mais ceux-ci ont une paroi trop faible, lorsqu'ils touchent la périphérie et une individualité trop peu accusée, par suite de l'absence d'anneaux cartilagineux, pour qu'il soit possible de les suivre dans leur trajet ultérieur. Il faut absolument recourir à un artifice de technique pour en obtenir des préparations exactes et permanentes. Le meilleur moyen consiste certainement dans les injections métalliques dont il a été

question. Grâce à celles-ci, on peut étudier en détail toutes les voies aériennes intra-pulmonaires et en donner une description exacte.

Description des gros troncs bronchiques

Les canaux aériens qui font suite au vestibule ne présentent point une structure différente selon leur parcours et sont essentiellement constitués de la même façon tout près de leur origine sur le vestibule ou sur la mésobronche et dans le reste de leur trajet. Au point de vue histologique, tous ces canaux mériteraient donc le même nom de « bronches ». Cependant comme ils n'ont pas tous la même grosseur et que certains d'entre eux servent de troncs à un plus grand nombre de canaux aériens que les autres il est bon de les distinguer par quelques noms particuliers comme l'ont fait différents auteurs.

Sappey (1847) avait divisé les bronches du poumon des Oiseaux en deux groupes :

1° Celles qui s'étendent sur la face ventrale ou diaphragmatique, « bronches diaphragmatiques » ;

2° celles qui s'étendent sur la face dorsale, sous les côtes, « bronches costales ».

Huxley (1882) proposa le nom d' « entobronches » pour les bronches diaphragmatiques et d' « ectobronches » pour les costales. Plus commodes que les précédents à cause de leur unité, ces termes ne sont pas sans défauts, parce que les préfixes *ento* et *ecto* n'ont pas une signification suffisamment précise et pourraient être confondus avec médial et latéral, ce qui serait une erreur au point de vue de la position relative des troncs qu'ils désignent. Nous les conserverons cependant pour leur brièveté et à cause de l'usage, en faisant bien remarquer cependant que le mot *ectobronches* désigne les bronches les plus extérieures par rapport à l'ensemble de l'animal, celles qui sont les plus voisines des téguments, tandis que le mot *entobronches* désigne les conduits aériens qui sont dirigés vers la profondeur de l'animal.

Cette explication était d'autant plus nécessaire qu'elle répond encore à une autre objection que l'on pourrait faire à ces termes, à savoir que le mot entobronches est susceptible de faire penser à des bronches internes par rapport au poumon et qui s'opposeraient ainsi aux bronches externes ; or le poumon des Oiseaux se distingue précisément de celui de tous les autres animaux en ce que ses gros troncs bronchiques deviennent très vite superficiels et ne se ramifient qu'arrivés à la surface même du poumon où on les aperçoit par transparence.

A cause de cette disposition, nous décrirons tout d'abord la manière dont les principaux troncs bronchiques s'étalent et se ramifient sur toutes les faces de l'organe, pour parler ensuite des rameaux qu'ils envoient dans sa profondeur.

Ectobronches et entobronches sont donc les principaux troncs originels des bronches qui courent à la surface des poumons, aussi bien que de celles qui s'enfoncent dans leur épaisseur. Mais si elles engendrent la plupart des bronches superficielles, elles ne les donnent cependant pas toutes et un certain nombre de celles-ci, par une exception unique, loin de tirer leur source de bronches plus centrales qu'elles, viennent au contraire de portions de voies aériennes tout à fait périphériques, extra-pulmonaires, et en réalité des sacs aériens.

Ces dernières bronches que je crois être le premier à décrire dans l'appareil pulmonaire des Oiseaux en leur donnant leur véritable signification, méritent donc le nom de *bronches récurrentes* et se caractérisent par le fait qu'elles sont plus larges à leur extrémité distale qu'à leur extrémité proximale. Mais elles se ramifient abondamment comme les autres bronches superficielles du type commun et s'anastomosent avec elles de manière à former un réseau de voies aériennes absolument continu. Ces bronches récurrentes occupent une surface assez grande dans la moitié postéro-latérale du poumon des Oiseaux. Nous les étudierons plus tard en indiquant le sac aérien auquel chaque groupe d'entre elles appartient.

CAMPANA (1875), dans sa description si fouillée du poumon du Poulet, décrivit trois sortes principales de bronches : « la bronche primaire » ou « bronche souche » qui traverse le poumon d'avant en arrière et qui correspond à la mésobronche, des « bronches secondaires », enfin des « bronches tertiaires ». Les bronches secondaires forment pour CAMPANA quatre groupes qui sont :

1° Le système des grandes bronches divergentes ;

2° le système des bronches internes ;

3° le système des bronches externes ;

4° le système des bronches postérieures ou dorsales.

Le « système des grandes bronches divergentes » répond aux bronches diaphragmatiques de SAPPEY (1847). Le « système des bronches secondaires internes » répond au système des bronches costales du même auteur. Le « système des bronches secondaires externes » répond à ce petit groupe de bronches formées par les troncs nés sur le bord externe de la mésobronche et dont nous avons parlé plus haut. On les voit bien dans la fig. 2 où elles sont représentées par trois troncs naissant sur la mésobronche du côté opposé aux ectobronches. Enfin le « système des bronches secondaires postérieures » ou « dorsales » est constitué par une série de bronches faisant transition entre les secondaires et les tertiaires et qui naissent soit sur la mésobronche, soit sur les secondaires externes et les ectobronches qu'elles relient entre elles, en passant sur la surface dorsale du poumon, comme on le voit dans la fig. 2. Ce dernier système de l'aveu même de CAMPANA (1875, p. 42) ne peut pas se rattacher à de véritables bronches secondaires, parce qu'il renferme beaucoup de conduits nés sur les bronches secondaires elles-mêmes, et appartenant par conséquent au système tertiaire. On peut donc sans inconvénient n'en point tenir compte, et, à cause de la profondeur du système des bronches secondaires, à cause de leur faible diamètre et des transitions insensibles qu'elles montrent avec les parabronches, on peut aussi laisser de côté ce groupe bronchique, pour n'admettre à une descrip-

tion particulière que celles répondant aux bronches diaphragmatiques et costales de Sappey.

Entobronches. — Les entobronches sont toutes situées sur la face ventrale des poumons (voy. fig. 1).

La première entobronche (fig. 1, E_1) est formée par un gros tronc court dirigé cranialement qui s'épanouit bientôt en trois rameaux principaux : un *latéral* qui vient sur le bord latéral du poumon et présente une direction plus ou moins transversale : il s'étale en un éventail qui couvre le tiers latéral de la pente craniale du poumon et fournit des rameaux qui s'anastomosent avec les conduits les plus antérieurs de la pente caudale. Une autre branche également transversale se dirige sur le bord médial du poumon et fournit les parabronches de la face médiale qui entourent la troisième côte (*rameau médial*). Le troisième rameau ou *cranial* engendre toutes les bronches du sommet du poumon en se divisant en éventail d'une manière plus ou moins pennée. Le tronc de ce rameau principal porte l'orifice du sac cervical (*o. c.* fig. 1). Dans ce cas, on voit que la première entobronche fournit tous les rameaux bronchiques de la face ventrale du sommet du poumon ou en d'autres termes toutes les bronches de la pente craniale. Parfois, la partie de cette pente craniale qui est formée par le rameau transverse médial de la première entobronche vient au contraire de la deuxième entobronche (voir fig. II *a.*)

La deuxième entobronche (fig. 1 E_2) varie un peu dans sa distribution suivant le mode de ramification de l'entobronche précédente et parce qu'elle peut ou non se charger du territoire pulmonaire appartenant dans certains cas au rameau transverse médial de l'entobronche précédente. Dans le cas où elle est la plus réduite, la deuxième entobronche fournit seulement quatre parabronches consécutives qui se dirigent sur la face médiale du poumon où nous les retrouverons plus tard. Si sa distribution est plus étendue, elle peut remplacer trois ou quatre parabronches du rameau transverse médial de la première

entobronche. La deuxième entobronche ne se borne pas du reste à se distribuer dans le territoire médial, mais elle envoie du côté latéral un rameau qui contourne dorsalement le vestibule et vient s'épuiser dans le reticulum bronchique de la partie latérale du poumon au voisinage immédiat de l'orifice récurrent du sac interclaviculaire. Cette branche n'a pas été représentée dans la figure 1 pour éviter une complication qui aurait beaucoup embrouillé le dessin. Comme elle passe sur le côté dorsal du vestibule ou de la bronche prolongeant la trachée, on peut l'appeler *rameau dorsal* de la deuxième entobronche. Ce rameau se développe de bonne heure chez l'embryon et il est bien visible sur la figure 4 E_2, *r. d.*

La troisième entobronche (fig. 1 E_3) s'étend depuis le voisinage du point d'entrée de la bronche extra-pulmonaire jusque vers l'extrémité caudale du poumon. Elle se dirige obliquement d'avant en arrière et de dehors en dedans : elle émet seulement six à sept parabronches rangées toutes sur son bord médial et présente par suite une disposition semi-pennée. Sur son bord latéral, elle émet une bronche oblique qui l'unit à la quatrième entobronche. Près de son origine elle porte un orifice pour le tronc commun des deux sacs interclaviculaire et diaphragmatique antérieur *O. c. i. d.*

La quatrième entobronche (fig. 1. E_4) a une distribution assez étendue. Elle comprend un tronc accolé à celui de la troisième entobronche sans l'interposition d'aucun tronc bronchique, et couvre de ses ramifications la plus grande partie de la pente caudale du poumon. Pour cela, elle émet au voisinage même de son origine un *tronc transverse* (fig. 1. E_4 *r. t.*) se dirigeant latéralement et croisant ventralement la mésobronche et qui vient se terminer sur le bord latéral du poumon, un peu en arrière de la moitié de cet organe. Ces deux branches de la quatrième entobronche, tronc principal et branche transverse, circonscrivent un peu plus d'un angle droit dont toute la surface est occupée par un réseau de bronches très fréquemment anastomosées entre elles et avec les bronches récurrentes

venues du sac diaphragmatique postérieur et du sac abdominal. Entre le rameau transverse de la quatrième entobronche, et celui de la première se trouve également une surface occupée par un réseau bronchique venu de plusieurs sources, à savoir des rameaux transverses latéraux de la première et de la quatrième entobronche et des rameaux récurrents qui se trouvent dans cette région venant du sac diaphragmatique antérieur et du sac interclaviculaire.

G. Fischer (1905) a donné des bronches diaphragmatiques une description assez confuse et à laquelle il y a plusieurs reproches à faire. Dans la première entobronche, il distingue le rameau cranial sur lequel s'ouvre le sac cervical, sous le nom de « Bronchus cervicalis ». Ce nom pourrait être conservé. Il ne signale pas le rameau médial, mais il décrit le rameau latéral sous le nom de « Bronchus clavicularis », qu'il fait se prolonger jusque vers le bord caudal de la bronche extra-pulmonaire. Le sac interclaviculaire s'ouvre d'après lui sur ce rameau bronchique : l'orifice qu'il signale ici est très certainement l'orifice récurrent de ce sac dont il a mal saisi les rapports exacts. Ce rameau bronchique est mis d'autre part en relation à son extrémité avec le sac diaphragmatique antérieur par une étroite ouverture qu'il désigne dans la figure 2, Taf. I, sous le nom d' « Ostium intermedium anterius », c'est-à-dire comme, orifice direct de ce sac, qui naîtrait ainsi sur la première entobronche, quoique dans son texte (p. 11), il fasse naître ce sac sur « Bronchus diaphragmaticus anterior », (troisième entobronche).

Le rameau médial de la deuxième entobronche est appelé par lui « Bronchus medialis » et il réserve le nom de « Bronchus clavicularis dorsalis » au rameau dorsal de cette entobronche.

La troisième entobronche est divisée par G. Fischer en deux parties : il l'appelle « Bronchus diaphragmaticus anterior » dans la zone où elle voisine avec le vestibule et « Bronchus caudalis » dans sa partie caudale. « Bronchus diaphragmaticus anterior » présente d'autre part dans la figure 5, Taf. I, un orifice

qu'il ne désigne par aucun signe, mais qui d'après le texte est probablement l'orifice direct du sac diaphragmatique antérieur.

Enfin, il donne le nom de « Bronchus lateralis » au tronc principal et au rameau transverse de la quatrième entobronche.

Si l'on peut accepter, à la rigueur les dénominations que cet auteur attribue aux deuxième, troisième et quatrième entobronches, je ne puis admettre sa conception d'un sac interclaviculaire et d'un sac diaphragmatique antérieur, s'abouchant directement dans le rameau transverse latéral de la première entobronche. Je ne sais, il est vrai, à quel Oiseau l'auteur a voulu faire allusion : les figures précitées ne portent aucune indication à ce sujet, elles sont entièrement schématiques, et la description que l'auteur donne de ces bronches ventrales dans son texte est, comme nous l'avons signalé, en désaccord avec ses figures.

Ectobronches. — Les ectobronches sont difficiles à séparer les unes des autres sur la face dorsale après les injections métalliques. Cela tient :

1° à ce qu'il n'y a pas une opposition aussi marquée qu'à la face ventrale entre les troncs d'origine et leurs premières ramifications dont le diamètre se rapproche plus du leur ;

2° à ce que les sillons déterminés par les côtes divisent parfois profondément certaines ectobronches, au point de faire croire à deux rameaux bien distincts, alors qu'il s'agit en réalité du même.

Dans le cas où l'injection métallique est moins bien réussie, et où le réseau superficiel des petites bronches latérales qui recouvrent les origines des ectobronches n'a pas été conservé dans son entier, on peut voir que les ectobronches naissent toutes dans la profondeur du poumon et viennent s'épanouir sur la face dorsale en se dirigeant aussi bien du côté médial que vers le sommet du poumon, de telle sorte qu'elles fournissent seulement la partie médiale de cet organe et son sommet (fig. 2). La partie latérale est en dehors de leur domaine, sauf

par les connexions anastomotiques qu'elle peut prendre avec ce dernier. Des troncs anastomotiques courts (fig. 2 et fig. 11 *an.*) s'observent encore très aisément entre les gros rameaux des ectobronches sur la face dorsale et permettent une communication facile entre elles.

La première ectobronche (fig. 2 Ect_1) fournit des rameaux à toute la pointe du poumon. Ces rameaux dorsaux s'anastomosent avec des rameaux ventraux venus de la première entobronche, et complètent ainsi le cercle des voies aériennes de ce côté. Ces anastomoses forment une ligne parallèle au bord latéral du poumon et qui se voit très bien sur toutes les préparations (fig. 2 *an*).

La deuxième ectobronche (fig. 2 Ect_2) fournit toute la partie des bronches de la face dorso-médiale comprise entre la troisième et la quatrième côte ; un rameau même de cette ectobronche est situé caudalement à la quatrième côte.

La troisième ectobronche (fig. 2 Ect_3) a un territoire plus réduit et ne donne au poumon que trois à quatre grosses parabronches, qui vont sur la face médiale et ne dépassent pas en arrière la cinquième côte.

Le territoire compris entre la cinquième et la sixième côte est fourni par les quatrième et cinquième ectobronches (fig. 2. Ect_4 et $_5$), peu ramifiées.

La sixième ectobronche (fig. 2 Ect_6) se dirige presque perpendiculairement à la sixième côte, qu'elle croise et fournit les quelques tubes bronchiques situés sur la face dorsale du poumon en arrière de cette sixième côte. On rencontre parfois une septième ectobronche dont les rameaux se portent principalement sur l'extrémité caudale du bord médial et entrent en rapport direct avec les bronches récurrentes du sac abdominal.

Comme il a été dit, la présence des sillons costaux gêne beaucoup pour suivre le trajet des diverses ectobronches, et pour avoir une bonne idée de leur disposition nous prions de comparer les photographies des moulages métalliques (fig. 14 *b*) à la figure schématique précitée.

On voit par cette description que les premiers conduits aériens qui naissent sur le vestibule ou sur la mésobronche, se dirigent sur les faces opposées du poumon et s'épanouissent sur ces faces en rameaux plus petits : les parabronches.

Entobronches, ectobronches et parabronches ont exactement la même structure : elles n'ont pour ainsi dire pas de paroi propre isolable leur lumière n'étant limitée que par les éperons que forment les parois des conduits aériens de petit calibre, répandus dans le parenchyme pulmonaire et qui s'ouvrent perpendiculairement dans cette lumière. Nulle part on ne voit d'anneaux cartilagineux sur le trajet des entobronches et des ectobronches, et leur structure ne diffère pas à leur racine, où elles sont très larges, et à leur extrémité où elles se continuent sans transition brusque avec les parabronches qui en naissent. Celles-ci présentent exactement les mêmes caractères et sont comme les bronches principales de calibre bien différent, étant en général plus larges à la périphérie que dans la profondeur ou chez certains Oiseaux que chez d'autres. Ainsi les parabronches superficielles sont particulièrement puissantes chez le Poulet où leur calibre atteint sur les faces pulmonaires jusqu'à 2 millimètres, tandis que dans la profondeur du poumon il n'est plus que de 1 millimètre. Dans tous les autres Oiseaux que j'ai examinés, les parabronches superficielles sont beaucoup plus grêles que chez le Poulet et se distinguent par là plus facilement des ectobronches, comme on le voit chez le Canard et le Pigeon (fig. 20, 30, 31, 32).

Sur les moules métalliques, le parenchyme pulmonaire, évidemment comprimé par le poids de la masse, est un peu réduit dans ses dimensions, et les parabronches se touchent presque toutes, laissant à peine entre elles des interstices étroits, de sorte que le poumon paraît être presque exclusivement constitué par un lacis serré de voies aériennes. L'examen des coupes de poumons injectés à l'alcool ou par les fixateurs ordinaires, permet de rectifier ce que ces préparations ont d'un peu défectueux : elles montrent bien d'ailleurs, que les moules

métalliques ne font qu'exagérer un peu la disposition fondamentale des poumons des Oiseaux, dans laquelle les conduits aériens tiennent une si grande place par rapport au parenchyme (voir fig. XI). Il semble aussi que la masse métallique tende à se dilater un peu par le refroidissement : elle se moule en effet exactement sur les moindres accidents de la surface des conduits aériens, et montre le plus souvent sur ces derniers, sous la forme d'une petite mosaïque saillante (voir en particulier fig. 23 *b*) les orifices des premiers conduits aériens du parenchyme qui mesurent seulement 0 mm. 09 à 0 mm. 12.

Cette discussion met en relief les avantages et les défauts que présentent les moulages métalliques ; elle permet aussi de se rendre compte que, pour la description macroscopique des voies aériennes, ils ne présentent que des avantages et peuvent être employés non seulement sans aucun inconvénient, mais avec le plus grand profit.

Circuits bronchiques. — Les voies aériennes remplies par la masse métallique forment des tubes légèrement flexueux, et de diamètre progressivement décroissant jusqu'à une certaine limite cependant, à partir de laquelle ils se continuent sous la forme de cylindres parfaits pour s'anastomoser avec des tubes de même diamètre venus d'autres points de la surface pulmonaire et fermer ainsi le circuit des voies aériennes. Tous ces tubes sont fréquemment unis les uns avec les autres par des anastomoses transverses : ils ne se terminent jamais en cul-de-sac, mais se continuent régulièrement les uns dans les autres, ceux qui viennent de la face dorsale s'unissant avec ceux de la face ventrale, et il en est de même dans l'épaisseur du poumon. Cette disposition doit être étudiée avec soin pour ne laisser aucun doute sur son existence et pour préciser la manière dont s'effectuent les communications entre les différents canaux venus des principales sources précitées. Pour cela, examinons la surface pulmonaire où les parabronches sont plus volumineuses et où ces communications ont, par suite, une grande importance. Cette surface peut être grossièrement

divisée en trois territoires : la face ventrale, la face dorsale et la face médiale.

A la face ventrale (voir fig. 1 et 14 *a*), les parabronches sont toutes placées les unes à côté des autres de façon à recouvrir toute la surface d'une manière parfaitement continue. Les parabronches de la pente craniale en particulier, sont d'un calibre plus volumineux, en rapport avec leur origine sur les gros rameaux de la première entobronche. Elles sont très serrées les unes contre les autres, ne laissant presque plus de place au parenchyme pulmonaire très réduit dans cet endroit, et s'étalent à la surface du sommet du poumon en ne montrant que de très rares anastomoses. Les parabronches situées sur le côté latéral, arrivées sur le bord cranial, se recourbent brusquement et passent sur la face dorsale du poumon : qu'elles suivent sur une certaine longueur puis, elles viennent s'unir avec les parabronches de la première ectobronche suivant une ligne d'anastomoses, merveilleusement dessinée sur certains moulages (fig. 14 *b* et 23 *b*.) et représentée sur la figure 2 *an*. Les parabronches du côté médial comme la plupart des parabronches issues des trois entobronches suivantes, se recourbent à angle droit lorsqu'elles arrivent sur le bord médial du poumon, puis passent sur la face médiale (fig. 3).

On observe donc sur cette dernière, une série de parabronches issues des quatre entobronches successives et dirigées de bas en haut ou ventro-dorsalement. Ces parabronches en majeure partie parallèles entre elles, présentent cependant des inflexions assez marquées au niveau des côtes qu'elles enveloppent : elles sont unies entre elles par une série de petites anastomoses transverses, étroites, que l'on observe très facilement sur le moulage, fig. II *b*. Arrivées vers le bord dorsal du poumon, elles s'unissent avec les parabronches issues des ectobronches, suivant une deuxième ligne d'anastomoses, très facile à suivre sur la photographie précédente et sur la fig. 3 *an*.

Toutes ces anastomoses sont très visibles par suite d'une

disposition spéciale qui permet à défaut d'autres caractères et de tout changement de calibre en particulier, de reconnaître que l'on abandonne une espèce de rameau pour passer à une autre. Ce caractère est que l'anastomose s'effectue toujours par une double bifurcation appartenant à chacune des parabronches correspondantes. Les parabronches ventrales et les parabronches dorsales qui vont s'anastomoser ne sont pas dans le prolongement l'une de l'autre, mais alternent, se bifurquent à leur extrémité et ce sont ces bifurcations très courtes qui établissent ces anastomoses.

La démonstration des anastomoses entre les bronches des deux faces pulmonaires est extrêmement importante parce qu'elle montre bien un des caractères fondamentaux du poumon des Oiseaux, qu'il importe absolument de connaître si on veut comprendre cet organe. Ce caractère consiste dans ce fait que nulle bronche ne se termine en cul-de-sac dans l'appareil pulmonaire et que toutes, au contraire, se continuent les unes dans les autres par des anastomoses constantes, qui les lient en un ensemble de conduits communicants, contrairement à ce qui se passe chez les autres animaux où l'arbre bronchique forme des ramifications toujours closes à leur extrémité et sans communications entre elles. Ces anastomoses bronchiques constituent les circuits aériens, déjà décrits par Campana, mais qui semblent avoir été négligés par tous les auteurs qui lui ont succédé, car on ne peut considérer comme suffisante la description de l'anastomose des parabronches donnée par G. Fischer (1905).

Les anastomoses bronchiques ne se voient pas seulement aux extrémités des conduits provenant des grosses bronches : elles s'observent également sur le parcours de ces conduits eux-mêmes.

Nous avons précisément signalé comme un caractère des bronches de la pente craniale de ne s'anastomoser que rarement entre elles. C'est là une véritable exception dans la constitution de l'arbre aérien qui s'expliquera plus tard par un trait de cette

région : absence de bronches récurrentes qui permet au point de vue physiologique l'absence de ces anastomoses. Mais dans tout le reste de la surface du poumon les anastomoses sont extrêmement nombreuses et multipliées. On les voit s'établir d'après certains moulages, sur les premières parabronches à leur naissance des ectobronches. Ces anastomoses sont courtes, transversales ou obliques et elles se multiplient sur toute la surface du poumon comprise en dehors des gros troncs bronchiques, aussi bien sur la face dorsale que sur la face ventrale.

Les deux moulages *a*, *b*, fig. 14, montrent avec assez d'évidence ces anastomoses pour qu'il soit inutile d'insister davantage pour le moment, car nous aurons à revenir sur ce point, lorsque nous traiterons des bronches récurrentes. Il suffit de dire que dans ces points, les bronches décrivent à la surface un véritable réseau inextricable.

La distribution des bronches que nous venons de décrire à la surface pulmonaire se rencontre aussi dans l'intérieur du poumon, c'est-à-dire que des faces profondes ou, si l'on préfère, intra-pulmonaires des ectobronches et des entobronches partent des parabronches qui traversent le poumon, en établissant de toute part des communications entre les gros troncs des deux faces (fig. 19). La direction de ces parabronches intra-pulmonaires est facile à établir.

Si l'on part du bord médial du poumon, on voit que les parabronches unissant les deux faces ont une direction à peu près verticale : cette direction est gardée par les premières parabronches les plus voisines de la face médiale. Mais au fur et à mesure que l'on s'avance vers le bord latéral, ces parabronches s'inclinent en décrivant une courbe allant de dedans en dehors et d'avant en arrière. Cette courbe à concavité ventrale répond à peu près à celle de la pente caudale du poumon, avec laquelle les parabronches intra-pulmonaires de la deuxième entobronche coïncident presque. En outre dans la moitié craniale du poumon la direction des parabronches se fait d'avant en arrière et du ventre au dos, de telle façon

qu'elles ont en général une direction parallèle aux rameaux de la première ectobronche. Toutes ces parabronches s'anastomosent dans l'intérieur du poumon par des bifurcations analogues à celles de sa surface. Comme le disait déjà Campana (1875 p. 45), elles « sont disposées en couches parallèles concentriques se recouvrant immédiatement l'une l'autre. » Ces parabronches internes forment des circuits profonds analogues aux circuits superficiels établis entre les premiers troncs bronchiques. C'est probablement cette ligne d'anastomoses profondes ou internes qu'a voulu représenter G. Fischer dans ses figures 7 et 8, Taf. I (1905). Mais ces schémas sont loin de donner une idée suffisante de l'étendue des anastomoses parabronchiques et de faire bien comprendre les circuits intrapulmonaires signalés par Campana. Nos trois schémas (fig. 1, 2, 3.) montrent qu'il existe dans le poumon des Oiseaux deux sortes de circuits bien distincts qui se répètent de la même manière à la surface et dans la profondeur du poumon. Ce sont :

1° *les circuits médiaux* de la face médiale, qui sont formés par la rencontre des parabronches venues des quatre entobronches et des ectobronches. Ces circuits se ferment au niveau de la ligne d'anastomoses signalée près du bord dorsal de la face médiale (fig. 3) ;

2° *les circuits latéraux* qu'il faut subdiviser en :

a, circuits latéraux craniaux, formés entre la première entobronche et la première ectobronche, et fermés suivant la ligne anastomotique dorsale qui suit le bord cranial et latéral sur la face dorsale du poumon (fig. 2 *an*) ;

b, circuits latéraux caudaux (fig. 1 et 2), ainsi nommés parce qu'ils occupent la portion latérale et caudale des faces ventrale et dorsale du poumon. Ces circuits s'établissent entre les parabronches issues de la quatrième entobronche (fig. 1) et des bronches secondaires externes (fig. 2). et celles qui naissent à la face dorsale de la plupart des ectobronches pour se porter, contrairement au trajet principal de l'ectobronche, sur

le bord latéral du poumon. Ainsi se ferment dans cette région des circuits ento-ectobronchiques comme dans les autres territoires du poumon. Ces circuits se compliquent beaucoup, parce que les parabronches qui les forment sont disposées en un véritable réseau, au lieu de rester à peu près parallèles entre elles avec de petites anastomoses transverses. Ces circuits latéraux sont d'autre part alimentés par les bronches récurrentes des sacs diaphragmatiques antérieur et postérieur et par celles du sac abdominal, comme on le voit bien sur les fig. 1 et 2.

Cette partie du poumon est celle qui se moule le plus mal, surtout lorsque la quantité de masse injectée est trop faible pour remplir parfaitement les sacs. Au contraire, lorsque les injections métalliques ont été complètes ces rapports rendent très difficile l'isolement des moulages de certains Oiseaux (Canard, Mouette, etc.). Chez ces derniers, en effet, les bronches récurrentes issues des sacs précités forment un paquet très volumineux qui entraîne souvent avec lui les bronches qui en partent lorsqu'on veut l'isoler des sacs aériens auxquels il se rattache. Ainsi s'explique le morcellement du bord latéral des moulages de poumons de Canard (fig. 30 et 31).

Il résulte de cette réticulation des voies aériennes dans toute l'étendue de la face ventrale et d'une partie de la face dorsale du poumon, que l'air amené dans ce réseau par les bronches récurrentes qui contribuent à le former rencontre des conditions très favorables à sa diffusion dans la masse du parenchyme pulmonaire.

CHAPITRE III

RAPPORTS DES SACS AÉRIENS ET DES BRONCHES

Il faut maintenant parler des rapports des sacs aériens avec les poumons. On admet généralement que ces sacs représentent l'extrémité de certaines bronches qui, arrivées à la surface ventrale du poumon se dilatent beaucoup, et s'interposant entre les poumons et les viscères les plus voisins, déterminent la production de vastes loges aériennes qui occupent une grande partie de la cage thoracique, une partie de la voûte de l'abdomen et des flancs, et contribuent ainsi à alléger le corps de l'oiseau et à améliorer les conditions de son équilibration (voy. p. 287). Bertelli (1905) a bien montré comment ces sacs, naissant sur la face ventrale des poumons, se développent au milieu de la lame mésodermique qui ferme de bonne heure la loge pulmonaire du côté ventral, repoussent au devant d'eux une partie de cette lame mésodermique à l'aide de laquelle se forment les différentes cloisons connues dans le tronc et constituées par la paroi distale des sacs. Mais cette description, qui nous a apporté de grandes clartés sur la formation des différentes cloisons qui délimitent les compartiments du corps de l'adulte, n'épuise pas complètement la question des rapports des sacs aériens avec le tissu pulmonaire.

On sait déjà depuis longtemps que l'air contenu dans les sacs aériens, et qui reste pur parce que les parois de ces sacs n'ont aucune fonction respiratoire, peut être chassé par ces sacs dans les poumons et remplir un rôle utile dans l'hématose. Mais on ne s'est pas beaucoup préoccupé des rapports que les orifices des sacs aériens creusés sur le diaphragme pulmonaire, *offrent avec le tissu du poumon* et surtout *avec les conduits aériens d'un certain calibre qui se trouvent dans leur voisinage.*

Mes premières injections métalliques m'ont permis de remarquer certains faits assez inattendus et qui ont attiré mon atten-

tion d'une manière tout à fait particulière. C'est la présence en certains points du poumon et surtout à son extrémité caudale et au voisinage de son bord latéral, de bronches d'une forme particulière, plus volumineuses à leur extrémité distale qu'à leur extrémité proximale ou centrale, et se ramifiant elles-mêmes à partir de cette extrémité distale dans le tissu pulmonaire, comme le feraient des bronches au voisinage de leur origine sur la trachée. Mais étant donné que le gros bout de ces bronches était aussi éloigné que possible de la trachée et qu'elles étaient en réalité dirigées en sens inverse des bronches voisines, on pouvait les désigner d'emblée comme des *bronches récurrentes*.

Bronches récurrentes. — Ces bronches n'ont pas encore attiré l'attention des auteurs ou du moins n'ont pas été comprises par Campana et par G. Fischer qui les ont cependant entrevues. En effet, ce dernier a pu apercevoir dans ses moulages à la celloïdine quelques-unes des bronches récurrentes les plus fortes et les plus caractéristiques, et notamment la bronche récurrente du sac abdominal (fig. 5, Taf. IV) dans le Canard, la bronche récurrente du sac abdominal et du sac diaphragmatique postérieur chez le Pigeon (fig. 16, Taf. V) et sans doute les bronches récurrentes du sac diaphragmatique antérieur dans le *Nisus communis* (fig. 22, Taf. V), mais ce moulage est trop incomplet pour que l'on puisse être bien affirmatif à cet égard. En tout cas, ceux des figures 5 et 16 ne laissent aucun doute ; mais G. Fischer n'a certainement pas compris leur signification, comme le montre la seule mention qu'il fasse de ces bronches et qui est une simple note dans l'explication de la figure 5 où il dit que, dans le réseau de conduits aériens qui s'étend à la surface dorsale du poumon sur son bord latéral et sur sa partie caudale « on observe un tronc bronchique plus gros qui, d'ailleurs, n'a été signalé nulle part, et qui se dirige vers le sac abdominal en s'anastomosant en chemin avec les nombreuses voies aériennes voisines. » Cette phrase de G. Fischer montre clairement qu'il n'a pas compris du

tout la valeur de ces bronches, puisqu'il considère les bronches récurrentes du sac abdominal comme se *rendant* à ce dernier, tandis qu'elles en proviennent au contraire. CAMPANA a représenté et mentionné dans ses figures 11 et 13 du texte et dans ses photographies 11 et 13, Pl. IV, les bronches récurrentes du sac diaphragmatique antérieur, du sac diaphragmatique postérieur, et du sac abdominal, sans reconnaître d'ailleurs leur nature, puisque, comme on le verra plus loin, il les a considérées comme résultant de la reconstitution en un seul tronc de plusieurs bronches tertiaires convergeant pour venir s'unir les unes avec les autres.

Ces bronches récurrentes sont cependant des formations constantes dans les poumons des Oiseaux et que l'on retrouve dans la plupart des sacs aériens. Ce sont des bronches engendrées par les sacs aériens eux-mêmes et qui, suivant un trajet récurrent par rapport à ces derniers, rentrent dans le poumon qu'ils ont abandonné. Elles contribuent ainsi à former une partie du parenchyme pulmonaire et, pour le dire tout de suite, elles font passer dans la périphérie du poumon, c'est-à-dire dans le territoire le plus éloigné qu'il soit possible de l'origine trachéale des bronches, l'air contenu dans les sacs aériens qui, au lieu de repasser directement par les gros troncs qui l'ont amené dans les sacs et d'arriver presque directement à la trachée, est ainsi contraint de traverser le tissu respiratoire et d'y jouer un rôle utile pour l'hématose.

J'ai suivi en détail la formation de ces bronches récurrentes par les sacs, au cours du développement chez le Poulet et cette formation sera décrite plus loin avec toutes les explications nécessaires. Pour le moment, j'indiquerai l'insertion des sacs sur l'arbre aérien, la forme des orifices qui les font communiquer avec le parenchyme pulmonaire et celle des bronches récurrentes qui s'y rattachent. J'ai déjà exposé les faits essentiels de cette description. (A. JUILLET, 1911, *a*).

La topographie générale des sacs étant connue (voir p. 239), il est facile d'étudier les rapports de chacun d'eux avec le pou-

mon. Pour la facilité de la lecture, j'ai reproduit au milieu de cette description le schéma III.

Sac cervical. — Le sac cervical naît sur la première entobronche et plus précisément sur le tronc cranial de cette entobronche par un petit conduit court (O. *c.* fig. 1). Cet orifice est arrondi, unique, c'est-à-dire non subdivisé par des éperons s'avançant à peu près jusqu'au plan de son insertion sur la surface pulmonaire et formés par les intervalles séparant des bronches situées plus profondément, comme cela s'observe en maints autres points. Il est situé à peu près au niveau du tiers postérieur de la pente craniale et, chez le Poulet, il correspond à la veine axillaire. Il est placé très profondément, bien au-dessous du toit du sac inter-claviculaire, qui le cache totalement lorsqu'on observe l'oiseau couché sur le dos. C'est pourquoi la figure 1 de Bertelli (**1905**) représentant le diaphragme ornithique, et où cet orifice est placé exactement vers le sommet de ce diaphragme dans l'angle formé par les muscles prévertébraux et par la première côte, est absolument fautive comme nous l'avions déjà signalé pour le diaphragme lui-même. Celles de Sappey (**1847**, fig. 3, Pl. I et fig. 1, Pl. II) qui représentent le même orifice à la même place, sont également inexactes. En effet, bien que la pente craniale du poumon soit chez le Canard beaucoup plus allongée que chez le Poulet et que, par suite, l'orifice du sac cervical soit beaucoup plus cranial, il n'en est pas moins vrai que la position de cet orifice sur les figures incriminées est révélée fausse par les dessins de Sappey lui-même. Si l'on examine, par exemple, sa figure 1, Pl. I, où les poumons sont représentés dans leurs rapports avec les bronches extra-pulmonaires et la trachée, on voit que l'orifice du sac cervical, correctement représenté, cette fois, sur le poumon lui-même à droite, est situé très caudalement par rapport à la bifurcation de la trachée, tandis qu'il est exactement au niveau de cette bifurcation sur la figure 3.

Sac interclaviculaire. — Le sac interclaviculaire présente chez le Poulet, des rapports passablement différents de ceux

qui ont été décrits par les auteurs ; mais les ayant vérifiés à la fois sur l'adulte et au cours du développement embryonnaire, je puis affirmer leur exactitude et les décrire de la façon suivante :

Le sac thoracique prend naissance sur le tronc d'origine du sac diaphragmatique supérieur qui naît à son tour de la troisième entobronche (fig. IV) ; le conduit qui va donner naissance au sac se dirige cranialement, contourne la bronche extra-pulmonaire et se place ventralement à la surface pulmonaire, où il constitue un canal compris entre la face ventrale du poumon et le tronc de la veine pulmonaire, dans la partie du trajet qu'elle parcourt entre le poumon et l'oreillette. Ce canal *C. i* s'ouvre cranialement sur la face postérieure du sac interclaviculaire dont il forme le conduit direct, qui y amène l'air inspiré. Ce canal n'est autre chose que le canal interclaviculaire décrit plus haut (p. 245) : il est très bien conservé sur certains moulages métalliques où ses rapports avec le tronc d'origine du sac diaphragmatique antérieur sont indubitables et plus faciles à voir que sur les pièces fixées à l'alcool (voir en particulier fig. 17).

Ce canal a été signalé par CAMPANA (1875, p. 52), comme une communication entre le sac diaphragmatique antérieur et le sac interclaviculaire et par conséquent il ne paraît pas avoir été bien compris par cet auteur, ce qui explique qu'il ait été oublié ou méconnu par les auteurs qui ont suivi, et en fait la plupart d'entre eux, lorsqu'ils veulent indiquer les communications du sac interclaviculaire avec l'arbre bronchique, les cherchent non à ce point, mais vers l'orifice externe qui fait communiquer le poumon avec ce sac et qui constitue pour nous son orifice récurrent. ROCHÉ (1891) signale simplement ce canal comme une communication entre les deux sacs interclaviculaires et diaphragmatique antérieur (p. 10) et le reste de son travail montre combien il a peu compris la véritable disposition des orifices pulmonaires dans les sacs aériens puisqu'il les limite au nombre de cinq : « bien que ce nombre cinq ne soit pas

absolument constant et puisse être dépassé, un réservoir ayant parfois deux ouvertures pulmonaires, nous exciperons de sa grande généralité pour la commodité de la description. » (p. 25). Or comme CAMPANA insiste à différentes reprises pour décrire sept orifices pulmonaires, l'exposition de ROCHÉ montre combien peu avait été compris le mémoire de CAMPANA et l'obscurité qui régnait encore sur la question de ces rapports : le travail le plus récent, celui de G. FISCHER (**1905**), est encore bien imparfait sur ce point. En effet, le conduit du sac interclaviculaire n'a été représenté par lui dans aucune des vingt-sept figures de son travail qui, d'ailleurs, se rapportent presque toutes à la face dorsale de divers poumons, trois seulement étant consacrées à la face ventrale, sur laquelle seule ce canal peut être aperçu.

Comme il existe dans le territoire du poumon en rapport avec le sac interclaviculaire un autre orifice conduisant dans ce sac, les auteurs l'ont considéré comme représentant l'orifice bronchique du sac et se sont par suite désintéressés de la recherche de l'orifice direct qui leur a totalement échappé.

L'orifice du sac interclaviculaire des classiques ou *orifice récurrent* de ce sac à mon avis est placé immédiatement en dehors de la veine cave antérieure et cranialement à la cloison qui sépare l'interclaviculaire du diaphragmatique antérieur. Il est à peu près arrondi et il paraît divisé en deux moitiés inégales par un éperon saillant, issu du parenchyme pulmonaire, et qui semble arriver jusqu'au niveau même de la face ventrale du poumon. Les deux moitiés de l'orifice ainsi subdivisé présentent elles-mêmes dans la profondeur une série de trous arrondis, de diamètre plus restreint, et qui sont des orifices de bronches. Par conséquent, l'orifice du sac interclaviculaire paraît beaucoup moins conduire dans un tube unique qui le raccorderait à l'arbre trachéal que dans un carrefour servant d'aboutissant à un certain nombre de bronches.

La présence de nombreux orifices bronchiques dans le territoire d'un orifice de sac a été déjà signalée, à propos de l'ou-

verture de divers sacs, par quelques auteurs et en particulier par SAPPEY (1847) qui a figuré les orifices bronchiques, situés dans la profondeur de l'orifice des sacs interclaviculaire, diaphragmatique postérieur et abdominal du Canard. NATALIS

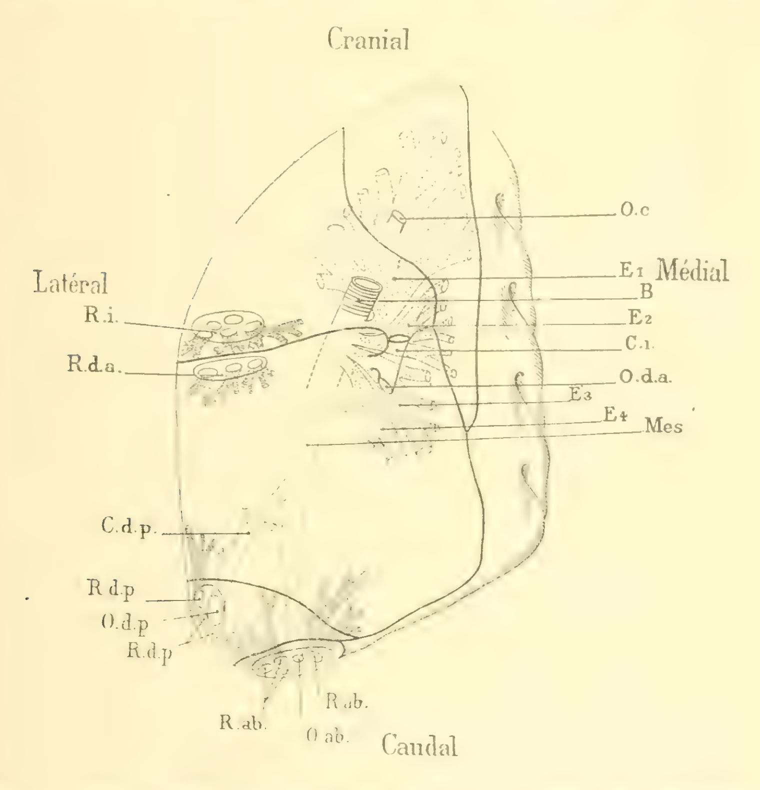


FIG. IV. — Schéma montrant les rapports des sacs aériens et de leurs orifices avec la face ventrale du poumon chez le Poulet. Gr. = 1 × 1,5. — *B*, bronche extra-pulmonaire ; *C.d.p.*, canal du sac diaphragmatique postérieur ; *C.i.*, canal du sac interclaviculaire ; E_1, E_2, E_3, E_4, première, deuxième, troisième et quatrième entobronches ; *Mes* mésobronche ; *O.ab.*, orifice direct du sac abdominal ; *O.c.*, orifice direct du sac cervical ; *O.d.a.*, orifice direct du sac diaphragmatique antérieur ; *O.d.p.*, orifice direct du sac diaphragmatique postérieur ; *R.ab.*, orifices récurrents du sac abdominal, *R.d.a.*, orifice récurrent du sac diaphragmatique antérieur ; *R.d.p.*, orifices récurrents du sac diaphragmatique postérieur ; *R.i.*, orifice récurrent du sac interclaviculaire.

GUILLOT, dans ses belles figures des sacs du Coq, a représenté aussi plusieurs orifices bronchiques dans l'étendue de l'ouverture latérale du sac diaphragmatique antérieur (1846, fig. 2, Pl. IV). Les autres auteurs, VOGT C. et YUNG (1894), BERTELLI

(1905), G. Fischer (1905), n'ont pas représenté ces multiples orifices bronchiques, en rapport avec l'ouverture du sac.

Campana (1875), au contraire, a parfaitement distingué (p. 211 et suivantes) ces orifices bronchiques, et a remarqué qu'ils ne se rencontraient point indistinctement dans toutes les ouvertures des sacs aériens, mais seulement dans quelques-unes d'entre elles. Il a distingué, par suite, les orifices des sacs aériens ou « infundibula » comme il les appelait, en « monobronchiques » et « polybronchiques ». Les monobronchiques présentent un orifice unique conduisant directement dans une grosse bronche : ils sont situés près du bord interne (médial) du poumon : il y en a deux pour chaque poumon : le premier n'est autre que l'orifice du sac cervical : le deuxième est celui du diaphragmatique antérieur. Les orifices polybronchiques se distinguent parce qu'au lieu d'être uniques, ils sont subdivisés en une série de pertuis secondaires qui conduisent dans les bronches ; Campana divise ces orifices polybronchiques en deux catégories : les « polybronchiques simples » et les « polybronchiques mixtes ». Nous verrons, à propos des orifices auxquels ces dénominations se rapportent dans la description de Campana, qu'elle était leur constitution pour cet auteur et s'il y a lieu de conserver ces expressions. Mais pour le moment, il suffit de faire remarquer combien peu, on a tenu compte jusqu'ici du mémoire si important de Campana bien qu'il soit toujours cité dans les bibliographies, puisque des expressions si commodes et qui font bien ressortir une des particularités les plus frappantes des divers orifices des sacs n'ont même pas été reproduites par les auteurs qui se sont succédés depuis 1875.

L'orifice récurrent (*R. i.* fig. 1 et fig. IV, et fig. 14 *a*) du sac interclaviculaire, dont le développement embryologique sera décrit plus loin, donne naissance à une série de bronches récurrentes qui répondent justement aux orifices signalés dans sa partie profonde, mais qui attirent peu l'attention et sont assez

difficiles à bien distinguer, à cause de circonstances sur lesquelles nous nous étendrons quelque peu. Ces bronches, en effet, au lieu de courir sur une certaine longueur à la surface ventrale du poumon, s'enfoncent perpendiculairement dans son épaisseur et s'anastomosent très rapidement avec les parabronches voisines. Aussi leur longueur est-elle insignifiante, par suite leur calibre est beaucoup moins considérable que dans d'autres bronches analogues. De plus, sur les moulages métalliques, elles sont souvent enlevées avec le sac interclaviculaire et on ne trouve plus à leur place qu'une lacune dans le moulage. J'en ai obtenu cependant de bonnes préparations dans des injections métalliques, faites chez des Poulets de quinze jours, et qui confirment tout à fait ce que m'avaient montré l'embryologie et la reconstruction partielle d'un poumou d'embryon au dixième jour.

Sac diaphragmatique antérieur, — Ce sac naît sur la troisième entobronche sous la forme d'un conduit cylindrique, qui s'ouvre perpendiculairement à la face ventrale du poumon, sur le point même où la troisième entobronche arrive sur cette face et s'y étale d'avant en arrière (*O. d. a*, fig. IV). L'orifice de ce conduit est donc placé sur une ligne transversale, passant par le bord caudal de la bronche extra-pulmonaire, au point où celle-ci pénètre dans le poumon et médialement à cette bronche. Cet orifice est toujours monobronchique simple.

Il existe à la face ventrale du poumon, dans le territoire du sac diaphragmatique antérieur, un autre orifice qui fait communiquer ce sac avec le tissu pulmonaire. Par la nature des conduits qui y aboutissent, cet orifice conduit certainement du sac dans le poumon, c'est donc un orifice de bronche récurrente. En effet, il aboutit à quelques troncs très courts, qui se bifurquent bientôt en Y et donnent des rameaux divergeants appliqués contre la face ventrale du poumon *R. d. a.* (fig. IV). Ces bronches ne tardent pas à s'anastomoser avec les autres conduits bronchiques de cette face. Elles ont tout à fait les caractères de bronches récurrentes, car elles se ramifient

proximalement comme il a été dit ci-dessus et les rameaux qui en partent sont plus gros à leur origine et vont en diminuant à mesure qu'ils s'enfoncent dans le tissu pulmonaire ou s'étalent à sa surface (*R. d. a*, fig. 1).

L'orifice des bronches récurrentes ou, si l'on préfère, le deuxième orifice du sac diaphragmatique antérieur n'a été décrit jusqu'ici que par Campana, qui le considère comme un orifice polybronchique simple, c'est-à-dire comme un orifice recevant des bronches tertiaires (parabronches) : les auteurs qui l'ont précédé ou qui l'ont suivi n'en ont pas fait mention.

On ne peut en effet regarder comme une description, ces mots de Sappey (**1847**), à propos du réservoir diaphragmatique antérieur (p. 34) que « souvent il existe une seconde ouverture de communication en dehors de l'embouchure du tronc aérifère » (chez le Canard). Cette indication n'a aucune précision : l'auteur n'a représenté nulle part cette seconde ouverture, de telle sorte que l'on ne peut savoir s'il a bien en vue un orifice répondant à celui dont nous parlons ici. Enfin les mots qu'il ajoute, « ce réservoir est le seul qui reçoit l'air du poumon par un double orifice », indiquent bien qu'il n'a point du tout saisi l'importance de la double communication des sacs avec le poumon et le rôle que nous lui attribuons dans la ventilation pulmonaire. On peut en dire autant pour Natalis Guillot (**1846**) qui a figuré dans le sac diaphragmatique antérieur trois orifices distincts (fig. 2, Pl. IV). L'un de ces orifices est placé sur le bord latéral du poumon et répond certainement à notre orifice récurrent : il donne accès dans plusieurs orifices bronchiques voisins les uns des autres. Les deux autres situés sur le bord médial du sac diaphragmatique, au voisinage de sa rencontre avec sa paroi craniale, sont placés immédiatement l'un derrière l'autre ; ils semblent répondre à notre orifice direct et à l'embouchure du canal interclaviculaire qui en est si voisine. Du reste l'auteur ne donne aucun détail dans son texte (p. 56) sur ces trois orifices, et il est bien évident qu'il n'a point vu leur rôle différent et qu'il n'a pas su distinguer l'orifice direct du

récurrent. D'ailleurs cela s'explique aisément par différentes raisons que nous allons mettre en lumière.

Cet orifice est situé immédiatement en arrière de celui ou de ceux que l'on a décrit précédemment pour le sac interclaviculaire. Il n'en est séparé que par la lame verticale, formée par la paroi caudale du sac thoracique et la paroi craniale du sac diaphragmatique antérieur accolées. Or, le plus souvent lorsqu'on prépare le poumon pour montrer sa face ventrale, on a soin de couper cette lame aussi bien que les autres formations analogues au ras du tissu pulmonaire, et dans cette opération les deux orifices se trouvent réunis en un seul et confondus. Et du reste, un autre point méconnu de la structure à propos de la même région du poumon, vient encore expliquer la confusion qui a pu se produire pour les orifices dont nous venons de parler.

Les bronches récurrentes du sac diaphragmatique antérieur s'ouvrent en effet tout près du bord latéral de la pente caudale du poumon, au voisinage immédiat de la crête qui sépare cette pente caudale de la pente craniale; si l'on se souvient que cette division de la face ventrale du poumon, si nette sur les moulages obtenus à l'aide de la masse de Wood, aussi facile à constater ensuite sur le poumon frais, quand l'attention a été attirée sur elle, a totalement échappé aux auteurs, on comprend aisément que les dispositions anatomiques existant précisément au point de passage de ces deux régions et sur la crête qui les sépare, leur aient complètement échappé.

Enfin CAMPANA (1875) qui a bien décrit les différents orifices des sacs aériens fait remarquer (p. 212), que l'orifice externe du sac diaphragmatique antérieur « confine à celui du sac claviculaire. »

SAC DIAPHRAGMATIQUE POSTÉRIEUR. — Chez le Poulet ce sac ne contracte avec le poumon que des rapports peu étendus et ne recouvre seulement qu'un petit espace triangulaire, situé sur la partie latérale de la pente caudale du poumon, et la partie tout à fait caudale de cette pente (fig. IV). Ces rapports

avec la surface pulmonaire sont d'ailleurs différents chez d'autres Oiseaux, comme on le verra p. 340. Cet espace triangulaire est à peine plus étendu que le trou par lequel ce sac communique avec le tissu pulmonaire.

L'orifice que l'on observe pour ce sac, et qui a été bien figuré par BERTELLI (**1905**) et par SAPPEY (**1847**), est, avec l'orifice du sac abdominal, le plus large que l'on puisse observer. Il est ovale, avec son grand axe oblique de dedans en dehors et d'avant en arrière. Il est situé tout à fait sur le bord latéral du poumon et son tiers externe s'étend contre la paroi thoracique. Lorsqu'on le regarde par la face ventrale du poumon encore en place dans l'animal couché sur le dos, on aperçoit dans son fond des orifices bronchiques nombreux. On considère habituellement cet orifice comme l'entrée du sac diaphragmatique postérieur ; mais cette manière de voir n'est pas absolument exacte, et il faut préciser quelles sont les communications que le sac diaphragmatique postérieur peut contracter avec le poumon au niveau de cet orifice. Nous savons déjà que CAMPANA (**1875**) l'a décrit comme un polybronchique et plus exactement comme un polybronchique simple, bien qu'il ait déjà reconnu que, sous le rapport de ses communications, il est plus compliqué que les orifices polybronchiques simples sus décrits (récurrents du sac interclaviculaire et du sac diaphragmatique antérieur). « Il reçoit en effet, outre un assez grand nombre de tertiaires émanant de secondaires externes et aussi de la quatrième divergente (quatrième entobronche), la plus importante des bronches secondaires externes, c'est-à-dire la deuxième. » Mais la présence de cette dernière bronche parmi celles qui aboutissent au sac diaphragmatique postérieur fait justement de cet orifice, quelque chose de très différent des orifices polybronchiques simples jusqu'ici décrits, puisque on trouve à son niveau deux ordres de conduits bronchiques aussi différents que des secondaires et des tertiaires. Voici à notre avis comment on doit comprendre cette structure.

Le sac diaphragmatique postérieur présente, comme les deux sacs qui le précèdent, deux sortes d'orifices de communication avec le poumon : parmi ces orifices l'un est direct *O, d, p,* les autres *R, d, p,* sont récurrents (fig. IV). Seulement, à cause de l'étendue très réduite de la partie de ce sac en contact avec le poumon, ces orifices se sont rapprochés les uns des autres jusqu'à se confondre, comme on le verra plus loin en étudiant leur embryogenèse. Cependant, l'examen même superficiel des moulages métalliques permet de comprendre facilement la disposition du tronc direct et des troncs récurrents, et l'orifice du sac diaphragmatique postérieur est l'un de ceux où l'existence des troncs récurrents se montre avec le plus d'évidence. Etudions séparément sur des injections métalliques les deux sortes de conduits directs et récurrents qui aboutissent à cet orifice.

Le tronc d'origine ou le conduit direct du sac diaphragmatique postérieur (*O, d, p,* fig. 1 et 2), naît à peu près sur le milieu de la mésobronche assez profondément dans l'épaisseur du tissu pulmonaire. Ce conduit, qui fait partie du groupe des bronches secondaires externes de CAMPANA, se dirige latéralement et un peu ventralement, si bien que sa portion terminale est placée sur la face ventrale du poumon, tout contre le diaphragme ornithique. Dans cette partie de son trajet, il s'élargit en allant d'avant en arrière, de sorte qu'au voisinage de son embouchure dans l'orifice du sac il est beaucoup plus large qu'à son insertion sur la mésobronche. Par cette disposition, par son évasement de plus en plus prononcé à mesure qu'il s'éloigne de la mésobronche, il offre les caractères d'une bronche récurrente. Mais on ne peut oublier que par son insertion directe sur la mésobronche, par ce fait qu'il se continue d'une manière tout à fait rectiligne à partir de ce point jusqu'à son ouverture dans le sac, il constitue bien véritablement le conduit direct du sac diaphragmatique postérieur : d'ailleurs les troncs récurrents sont faciles à trouver. Ils sont placés latéralement à lui, sur la face ventrale et sur la face dorsale du poumon (*R. d. p.* fig. 1 et 2), et se dirigent d'arrière en avant

en se dichotomisant pour s'unir avec les conduits aériens qui parcourent ces surfaces. Sur les pièces métalliques on voit que ces troncs directs et récurrents sont réunis à leur base en une masse commune qu'il faut sectionner lorsqu'on veut détacher le sac diaphragmatique postérieur.

Au point de vue physiologique, il y a lieu de faire quelques remarques suggérées par la forme du conduit direct du sac. Il est évident que dans l'inspiration, l'air extérieur arrive dans le sac diaphragmatique postérieur par le tronc direct inséré sur la mésobronche, mais à cause de l'évasement de ce tronc et des innombrables orifices parabronchiques qui le criblent. il est bien évident que dans l'expiration, le tronc d'origine lui-même, tout comme les bronches récurrentes placées à côté de lui, sert de voie récurrente, c'est-à-dire dissémine dans le parenchyme pulmonaire l'air contenu dans le sac.

Sac abdominal. — Ce sac en rapport seulement avec le bord caudal du poumon (fig. IV) est pourvu d'un orifice unique, large, ovalaire, qui par son bord dorsal s'attache à la septième côte et dont le bord ventral est formé par une arcade fibreuse développée dans le bord caudal du diaphragme ornithique. Le grand axe de cet orifice ovalaire est à peu près transversal, bien qu'un peu oblique d'avant en arrière et de dedans en dehors. Chez le Poulet, les orifices des deux sacs abdominaux ne sont pas absolument symétriques par rapport au plan sagittal le bord médial de l'orifice droit étant à 22 millimètres du plan sagittal, tandis que le gauche est à 25 millimètres. Cette asymétrie observée chez la femelle tient sans doute à la présence de l'ovaire développé du côté gauche et qui aurait repoussé latéralement l'orifice du sac correspondant. Comme pour le sac diaphragmatique postérieur, cet orifice n'est unique qu'en apparence, car il répond à deux sortes de canaux qui convergent vers lui : un canal direct et des canaux récurrents. Le canal direct est formé par l'extrémité distale de la mésobronche qui vient s'ouvrir directement dans le sac comme l'ont constaté tous les auteurs (*O. ab.* fig. IV et fig. 1 et 2) ; les conduits récur-

rents sont formés par un certain nombre de bronches qui naissent tout autour de l'orifice direct, mais en plus grande abondance sur son bord latéral et sur sa face dorsale (*R. ab.* fig. IV et fig. 1 et 2). Ces bronches se placent immédiatement sous la face dorsale du poumon et se dirigent cranialement en conservant, malgré quelques anastomoses transversales et obliques, une individualité très nette, jusqu'un peu en arrière du sillon de la cinquième côte. A partir de ce dernier elles se perdent dans le réseau inextricable des bronches qui occupent toute la moitié latérale des faces dorsale et ventrale du poumon. D'habitude deux des bronches récurrentes les plus latérales, appartenant à l'orifice du sac abdominal naissent sur un tronc commun court et constituent grâce à cela, un des exemples les plus nets qui se puissent voir de bronches récurrentes. C'est un tronc semblable, bien qu'un peu différent qui a été représenté dans diverses photographies de G. FISCHER (**1905**), notamment dans la figure 5 Taf. IV chez le Canard, dans la figure 15 Taf. V chez le Poulet, dans la figure 16 Taf. V chez le Pigeon. Il est évident que ces bronches récurrentes fournissent une grande partie de l'air qui remplit les conduits aériens de la moitié latérale du poumon où il se rencontre avec l'air inspiré apporté par les rameaux latéraux des dernières entobronches, et ainsi le territoire anastomotique de la moitié latérale du poumon est un des points où se ferme le circuit aérien entre le trajet de l'air inspiré et de l'air expiré.

L'orifice du sac abdominal est considéré par CAMPANA (**1875**) comme un orifice polybronchique mixte. Il comprend sous ce nom les orifices : « dont la caractéristique est d'établir des communications directes entre deux réceptacles (sacs) distincts, ou bien entre un réceptacle et l'air extérieur par la bronche trachéale, sans préjudice d'ailleurs des communications ordinaires avec les bronches » (p. 213). Cette dernière partie de la description s'applique justement à l'orifice du sac abdominal qui comprend à la fois l'extrémité de la mésobronche et les orifices bronchiques qui l'entourent.

Nous voyons donc bien maintenant l'idée que se faisait Campana (1875), de la constitution des orifices pulmonaires des sacs aériens. Comme je l'ai dit, il en distinguait trois sortes chez le Poulet :

1° les orifices monobronchiques conduisant directement d'une grosse bronche dans un sac aérien, orifices toujours simples et placées près du bord médial du poumon comme le sont les grosses bronches elles-mêmes (orifice du sac cervical et orifice interne ou direct du sac diaphragmatique antérieur) ;

2° les orifices polybronchiques simples, situés sur le bord latéral du poumon et qui sont caractérisés par ce fait qu'ils reçoivent des bronches tertiaires ou parabronches (orifice latéral ou récurrent du sac interclaviculaire, orifice latéral ou récurrent du sac diaphragmatique antérieur, orifice du sac diaphragmatique postérieur).

3° les orifices polybronchiques mixtes, définis par Campana comme nous l'avons dit précédemment (p. 283) c'est-à-dire, reliant tantôt deux réceptacles voisins (canal direct du sac interclaviculaire), tantôt mettant en communication directe un réceptacle avec la bronche trachéale et les bronches (sac abdominal). Il résulte de toute notre description, que le sac diaphragmatique postérieur doit aussi être placé dans cette catégorie.

Or, Campana est obligé pour le sac diaphragmatique postérieur, de faire un accroc au principe de sa classification, puisqu'il reconnaît que son orifice reçoit non seulement des bronches tertiaires, mais aussi une bronche secondaire, la plus grosse des bronches du groupe des secondaires externes. Cette inadvertance de l'auteur indique bien qu'il n'a pas compris lui-même le rôle des différentes bronches aboutissant à un de ces orifices polybronchiques, sans cela il aurait bien vu que l'orifice du sac diaphragmatique postérieur, chez le Poulet, se trouve exactement dans les mêmes conditions que l'orifice polybronchique mixte du sac abdominal. En effet on voit aboutir à ces deux orifices, un gros tronc qui vient directement de la bronche

souche, et qui n'est autre chose que la terminaison même de cette bronche, c'est-à-dire un canal qui est incontestablement la voie la plus directe pour l'apport de l'air extérieur dans le sac. Tout autour, sont disposés des canaux bronchiques qui ne sont plus en relation directe avec les premières voies aériennes intra-pulmonaires, mais vont se perdre au contraire, en se ramifiant, dans le réseau des fines bronches tertiaires ou parabronches circulant dans le parenchyme pulmonaire.

De cette discussion, il apparaît clairement que Campana (1875), n'a pas eu la notion des bronches récurrentes. Sans doute, il a vu et figuré les principales d'entre elles, c'est-à-dire, celles du sac diaphragmatique antérieur (*c-d*, fig. II), celles du sac diaphragmatique postérieur dans cette même figure du texte (*f*) et dans la photographie 11, Pl. IV, celles du sac abdominal dans les figures 11 et 13 du texte et dans la photographie 13, Pl. IV. Mais il les considère comme résultant « de la *reconstitution* en un seul tronc de plusieurs tertiaires proprement dites, convergeant pour venir s'unir les unes avec les autres » (p. 45). « Elles sont placées, dit-il à la même page, entre les circuits bronchiques et les réceptacles dont elles sont les troncs collecteurs. » Il semblerait par cette phrase que Campana ait saisi une partie de la nature des bronches récurrentes à savoir leur rôle physiologique exprimé par ces termes que les bronches plus volumineuses que les tertiaires et que l'on trouve à la périphérie du poumon sur son bord latéral, sont des troncs collecteurs de l'air contenu dans les sacs aériens ; mais faute de connaissance sur le développement des sacs et en particulier, sur le développement des bronches récurrentes de ces sacs, que je crois être le premier à mettre en lumière, il n'a pas saisi leur véritable nature anatomique et n'a pas su en donner une compréhension complète. Il comprenait leur origine d'une manière exactement inverse de ce qu'elle est en réalité, les faisant naître de tertiaires qui, après s'être fusionnées, allaient rejoindre les sacs, tandis que l'embryologie nous les montre naissant des sacs pour aller se perdre dans le parenchyme

pulmonaire. D'ailleurs, ces notions, passablement obscures dans l'ouvrage de Campana, n'ont point trouvé asile dans les descriptions classiques du poumon des Oiseaux, et nous voyons G. Fischer (1905) ignorer que la grosse bronche qu'il mentionne comme non décrite, à propos de la figure 5 Taf. IV du Canard, avait été signalée en détails par Campana.

Nous substituerons donc à la description que cet auteur donne pour les orifices des sacs, ce court exposé qui résume bien le résultat de nos recherches sur ce point :

Les sacs aériens peuvent communiquer avec le poumon par deux espèces d'orifices : les orifices directs et les orifices récurrents. Les premiers relient un sac au vestibule ou à la mésobronche par l'intermédiaire d'une bronche toujours de fort calibre, de telle sorte que l'air inspiré est directement conduit dans le sac, par l'intermédiaire de ce canal, qui constitue la voie la plus largement ouverte aux gaz inspirés. Les autres, orifices récurrents, conduisent l'air du sac aérien lui-même, dans les bronches superficielles qui se ramifient et vont dans le parenchyme pulmonaire. Certains sacs ne possèdent qu'un orifice : l'orifice direct (sac cervical) ; tous les autres présentent les deux sortes d'orifices, directs et récurrents, mais ces orifices peuvent être distincts ou réunis sur un même territoire. Les orifices directs sont distincts des orifices récurrents dans le sac interclaviculaire et dans le sac diaphragmatique antérieur, parfois même dans le sac diaphragmatique postérieur. Dans tous ces sacs les orifices directs sont toujours monobronchiques, les orifices récurrents sont au contraire polybronchiques simples parce qu'ils renferment plusieurs bronches de la même catégorie (récurrentes) ; ils sont d'autre part situés plus latéralement que les orifices directs. Dans d'autres cas, orifices directs et orifices récurrents sont réunis sur une même aire ovale, au milieu de laquelle, en général, se trouve l'orifice direct environné des récurrents. C'est le cas pour le sac diaphragmatique postérieur (Poulet, Pigeon, Canard), et pour le sac abdominal. On peut donner le nom d'orifices polybronchiques mixtes aux

orifices ainsi constitués puisqu'ils renferment des bronches de deux catégories différentes, une bronche directe et des bronches récurrentes.

Rôle physiologique des bronches récurrentes

La question des bronches récurrentes joue un grand rôle dans la compréhension de la physiologie du poumon chez les Oiseaux, et elle permet de se rendre compte des divergences qui se sont exprimées parmi les auteurs qui ont étudié cet organe. La distribution des bronches de divers ordres, l'insertion des conduits directs sur les grosses bronches, celle des conduits récurrents sur les bronches de troisième ordre et sur des points de leur parcours où elles sont largement et fortement anastomosées entre elles, montrent à l'évidence que les sacs aériens jouent un rôle considérable dans la ventilation pulmonaire. Ils reçoivent de l'air presque pur pendant l'inspiration et le refoulent dans le poumon au moment de leur resserrement, lui fournissant ainsi une grande partie de l'air nécessaire à l'hématose.

Les expériences de SOUM (1896), montrant que l'on peut ouvrir les sacs pulmonaires sans tuer l'animal, ne prouvent point du tout que les sacs ne servent pas à injecter l'air destiné à la respiration, mais elles montrent plutôt que l'air peut passer à travers le parenchyme pulmonaire sans l'intervention de leur resserrement ou de leur dilatation alternatifs. Ce passage de l'air se comprend aisément, si l'on réfléchit que les voies aériennes du poumon forment des circuits complets dont chacun présente au moins deux ouvertures, une directe et une récurrente, donnant sur l'air extérieur (si l'on met la cavité du sac en communication avec ce dernier par un trou fait à sa paroi), la circulation aérienne est tout à fait facile et se produit comme l'a vu SOUM, par la dilatation rythmée des bronches, qui accompagne les efforts violents faits par l'animal pour respirer.

Siefert qui a fait, à la même époque que Max Baer et que Soum (1896), des recherches sur la respiration des Oiseaux admet comme nous que les ouvertures bronchiques de la face médioventrale des poumons, mises en communication avec l'air extérieur, peuvent remplacer d'une manière parfaite la trachée dans l'apport de l'air et sont susceptibles d'inspirer et d'expirer l'air atmosphérique (1896, p. 447). Mais cet auteur a tort de conclure de ses expériences que (p. 474) : « ni les sacs aériens, ni le prétendu diaphragme ne sont nécessaires pour assurer le renouvellement de l'air dans les poumons et qu'il ne reste rien autre que de voir dans l'action directe des mouvements des côtes sur les poumons, la cause mécanique du renouvellement de l'air respiratoire. »

Les expériences de Max Baer sur l'apnée obtenue par insufflation du sac claviculaire ou même de l'un quelconque des autres sacs, comme il l'indique d'une manière précise (1896, p. 489-490), justifient au contraire le rôle que nous attribuons à ces sacs dans la ventilation pulmonaire au cours de la vie normale de l'Oiseau.

Si la nature des bronches récurrentes avait été comprise par Campana et si les détails de cette structure pulmonaire n'avaient pas échappé aux physiologistes qui ont traité la question après lui, il n'y aurait pas tant de contradictions dans leur manière de voir.

Campana était dominé par l'idée de l'antagonisme des sacs aériens qui a régné pendant si longtemps. Pour lui, comme pour les auteurs qui l'avaient précédé, avec des différences de détail, les sacs diaphragmatiques s'opposaient à tous les autres en ce qu'ils étaient inspirateurs, tandis que les sacs extrêmes, cervical et interclaviculaire, puis abdominal, étaient expirateurs. D'après ces auteurs, l'air extérieur qui est introduit par la trachée ne pénètre que peu ou point dans le parenchyme pulmonaire et se rend dans les réceptacles diaphragmatiques où il se mélange à de l'air venu des réceptacles expirateurs, soit directement par l'intermédiaire du canal interclaviculaire, soit

indirectement par des circuits bronchiques qui aboutissent aux orifices polybronchiques. La composition de l'air contenu dans les sacs expirateurs est à peu près la même, sauf que l'air extérieur ne parvenant aux réceptacles extrêmes que par l'intermédiaire des réceptacles voisins, l'air pur s'y trouve naturellement en proportion un peu moindre que dans ces derniers. L'air respirable est donc en première ligne, celui des réceptacles moyens, en seconde ligne et avec une faible différence, celui des réceptacles expirateurs. Le premier est injecté dans le poumon pendant l'expiration trachéale, le second y est injecté au contraire pendant l'inspiration. « Le poumon ne reçoit pas probablement l'air extérieur à l'état de pureté : mais il est parcouru sans intermission et en sens alternatif par un courant d'air de composition faiblement variable, pas très différente de l'air expiré par la trachée, et venant tour à tour des réceptacles expirateurs et des réceptacles inspirateurs » (1875, p. 231). Ainsi CAMPANA a bien montré le rôle des sacs dans la ventilation pulmonaire. Il est indiscutable que le parenchyme pulmonaire ne reçoit que de l'air ayant déjà séjourné dans les sacs, s'y étant réchauffé et humecté. Les sacs sont avant tout des ventilateurs pulmonaires.

Mais l'antagonisme des différents groupes de sacs aériens est-il aussi marqué que le croyaient CAMPANA et ses prédécesseurs ? Cela n'est pas absolument certain, et SOUM s'est efforcé de montrer qu'il y avait non pas antagonisme entre les sacs, mais bien plutôt synergie ou même, pour exprimer ce fait avec plus de force, *synagonisme* comme il le dit lui-même. Il n'entre point dans le cadre de cette étude de discuter les expériences de SOUM, mais il semble nécessaire de relever certaines opinions de l'exposition de cet auteur qui repoussées par lui, faute de connaissances anatomiques suffisantes, sont fort bien expliquées par ma description du système bronchique.

SOUM écrit (1896, p. 95) : « L'air n'est aspiré ou injecté dans le parenchyme pulmonaire par le jeu des sacs aériens à aucun moment. Etant donné le nombre et la largeur des bronches

par lesquelles les différents sacs sont mis en rapport avec la trachée et la facilité avec laquelle l'air y circule, soit à l'aller, soit au retour, il est permis de supposer que cet air, sous l'influence des réceptacles, subit seulement un va et vient dans ces grosses bronches sans pénétrer dans la substance pulmonaire dont les derniers capillaires aériens ont seulement un diamètre de 0 mm. 012 (en raison de la grande résistance qu'ils rencontreraient dans ces derniers conduits) ». Cela est vrai pour quelqu'un qui ne connaît pas l'existence des bronches récurrentes ou la disposition physiologiquement récurrente des conduits directs des sacs diaphragmatique postérieur et abdominal. Mais il est bien évident que dans les mouvements d'expiration et de resserrement plus complets des sacs, comme il s'en produit à intervalles réguliers par la volonté de l'oiseau, une grande partie de l'air expiré est forcée de traverser le parenchyme pulmonaire, comme le montre en particulier la disposition infundibuliforme du conduit direct du sac diaphragmatique postérieur, si évidemment favorable à la dispersion dans le parenchyme pulmonaire de l'air inspiré par ce sac. La phrase qui résume l'opinion de Soum (**1896**, p. 86) : « Les sacs aériens assurent la ventilation de la trachée, des grosses bronches et peut-être du parenchyme qui entoure immédiatement ces dernières », n'exprime donc pas suffisamment le rôle des sacs, et il est indubitable que le parenchyme pulmonaire est parfaitement bien ventilé par eux.

Toutefois, la question de l'antagonisme est probablement résolue dans le sens de Soum, et, comme le disait déjà Collin, il est bien probable que « lors de l'inspiration, l'air extérieur doit être appelé à la fois dans les sacs thoraciques et les abdominaux seulement, beaucoup plus dans les premiers que dans les seconds, puisque le thorax s'agrandit largement, tandis que l'abdomen éprouve un simple relâchement » (référence de Soum (**1896**, p. 69).

En même temps que Soum et tout à fait indépendamment de lui, Max Baer (**1896**) arrivait à la même conclusion que

tous les sacs à la fois sont dilatés dans l'inspiration et resserrés dans l'expiration, qu'ils se comportent donc de même et qu'il n'y a point d'antagonisme entre eux ; mais il a parfaitement compris le rôle énorme de ces sacs dans la ventilation pulmonaire, comme le prouve cette phrase que, pendant le rétrécissement du thorax « tous les sacs sont comprimés et leur contenu est versé dans les ouvertures bronchiques ; mais il ne peut pas arriver au dehors sans passer par le poumon, d'où il sert ainsi à l'hématose et balaye en même temps au dehors l'air déjà utilisé » (1896, p. 79). Les descriptions des bronches récurrentes et l'opposition qu'il y a entre elles et les conduits directs au point de vue des rapports immédiats avec la trachée, expliquent très aisément l'idée physiologique de MAX BAER.

Lorsque CAMPANA établissait d'une façon si précise l'antagonisme des sacs diaphragmatiques avec les sacs extrêmes, il s'appuyait surtout sur une disposition anatomique qu'il avait découverte et qui lui faisait croire à une communication indispensable entre des sacs qu'il regardait comme antagonistes. Cette disposition était le canal interclaviculaire reliant le sac interclaviculaire au sac diaphragmatique antérieur. Il imaginait que d'autres communications moins directes s'établissaient entre l'abdominal et le diaphragmatique antérieur par les bronches tertiaires qui s'étendent à la face ventrale du poumon entre les orifices de ces sacs. Ces dernières communications indirectes ne sont vraiment point à comparer avec le canal du sac interclaviculaire et des moulages supérieurs à ceux de CAMPANA montrent bien que les bronches placées autour de ces orifices conduisent bien plus directement dans le parenchyme pulmonaire que d'un sac à un autre. Mais en outre ces communications entre sacs ne sont point indispensables et l'on verra plus loin que le canal interclaviculaire peut manquer chez certains Oiseaux où le mécanisme de la ventilation pulmonaire est un peu différent.

Ce que nous retiendrons donc de la description de CAMPANA,

ce n'est pas tant sa théorie de l'antagonisme des sacs, qui a plutôt obscurci dans son esprit la structure pulmonaire, que sa description excellente des orifices des sacs. Nous verrons alors que la disposition de ces orifices s'accorde très bien avec le rôle de ventilation attribué aux sacs : du reste, en étudiant attentivement cette distribution et celle des bronches intra-pulmonaires, on constate que la théorie de l'antagonisme, dépouillée de l'absolutisme que lui attribuait Campana et prise d'une manière plus large, moins exclusive, est encore vraie, de sorte que l'on comprend parfaitement qu'elle ait été adoptée par la presque unanimité des physiologistes, y compris l'illustre Paul Bert qui, tout en l'acceptant dans ses grandes lignes, ne lui attribuait point la valeur exclusive qui lui a été donnée par Campana et par Sappey.

Reprenons, en effet, les données acquises à propos de chaque sac.

Nous voyons que le sac cervical présente un seul orifice monobronchique, situé assez près de l'origine de la première entobronche et par conséquent un orifice direct. Ce sac doit jouer un faible rôle dans la ventilation pulmonaire. Il n'est du reste pas compris dans une région subissant des alternatives de resserrement et de dilatation ; cependant, il est probable que dans certains mouvements, comme celui de rentrer le cou dans les épaules (pendant le vol ou la marche), l'air qu'il renferme est repoussé dans le poumon et peut servir à assurer en partie la ventilation pulmonaire. Cependant, à cause de sa situation sur une très grosse bronche voisine de la trachée, l'air expiré par lui doit certainement passer en partie dans une des grosses bronches voisines de cette dernière et delà au dehors.

Le sac interclaviculaire présente toujours un orifice direct et le plus souvent aussi un orifice récurrent. Ce dernier peut toutefois manquer chez de bons voiliers comme le Pigeon ; mais dans ce cas, la surface du sac est en rapport avec le poumon sur un espace très restreint et l'air expiré par le sac inter-

claviculaire est aisément reçu par les bronches récurrentes du sac diaphragmatique antérieur.

Ce qui caractérise le plus souvent le sac interclaviculaire, c'est son canal de communication avec le sac diaphragmatique antérieur. Cette communication a une importance considérable, notamment pendant le vol où elle joue un grand rôle dans la ventilation pulmonaire. On ne peut douter en effet que le sac interclaviculaire puisse assurer à lui seul, par les mouvements dont il est le siège, la ventilation pulmonaire. Max Baer a montré que l'on pouvait mettre un oiseau en apnée, lui fournir tout l'air nécessaire à la respiration, sans l'aide d'aucun mouvement respiratoire, si l'on insufflait l'air par un humérus en le laissant sortir par la trachée (1896, p. 489). Pendant le vol, les prolongements sous-alaires du sac claviculaire sont soumis à des alternatives de resserrement et de dilatation qui entraînent un mouvement alternatif de l'air contenu dans le sac interclaviculaire, mouvement qui a certainement pour résultat d'amener une large ventilation du territoire de ce sac lorsque les bronches récurrentes y existent, ou, lorsque ces dernières n'existent point de déterminer cette ventilation dans le territoire du sac diaphragmatique antérieur, grâce à la large communication du canal interclaviculaire. Il ne faut point oublier que dans ces cas les bronches récurrentes du diaphragmatique antérieur s'insérent en face du canal interclaviculaire lui-même, de façon à assurer un passage facile de l'air refoulé dans ces grosses bronches récurrentes (voy. fig. XV). Lorsqu'on envisage l'existence constante de ce canal (les Ansériformes — Oie, Canard, Sarcelle — exceptés), on se rend bien compte qu'il est destiné à solidariser les sacs interclaviculaires et diaphragmatiques antérieurs vis-à-vis de la respiration pendant le vol, et l'on comprend toute l'importance apportée par Campana à cette communication inter réceptaculaire. On comprend aussi comment cet auteur pouvait considérer les sacs diaphragmatiques comme les inspirateurs par excellence, puisque le canal inter-

claviculaire reçoit lui-même son air par le conduit direct du sac diaphragmatique antérieur inséré sur la troisième entobronche. C'est par ce canal de la troisième entobronche que pendant le vol pénètre tout l'air inspiré par les mouvements alaires et que les sacs diaphragmatiques se montrent comme les principales voies d'apport de l'air extérieur dans le parenchyme pulmonaire.

Enfin la constance des bronches récurrentes aux orifices des sacs diaphragmatiques postérieurs et abdominaux, leur puissance et leur disposition sur la pente caudale du poumon, montrent à l'évidence le rôle considérable que ces bronches doivent avoir dans la ventilation pulmonaire. Ce rôle n'avait pas échappé aux partisans de la théorie de l'antagonisme qui faisaient de ces sacs les expirateurs par excellence. Mais leurs fonctions se trouvent être considérablement amplifiées par la découverte de leurs bronches récurrentes qui, au cours de la contraction de ces sacs refoulent l'air qu'ils contenaient dans le parenchyme pulmonaire, l'y disséminent par les innombrables anastomoses qui parcourent la partie caudale du poumon, tant sur ses faces ventrale et dorsale que dans sa profondeur. Les bronches récurrentes assurent un balayage de l'air confiné par du fluide respiratoire, non seulement dans cette région caudale mais encore dans toutes les ectobronches et les entobronches, grâce aux anastomoses précitées et que Campana avait lui-même si bien décrites. Loin d'être indépendant, le rôle des sacs diaphragmatiques postérieurs et abdominaux complète celui déjà décrit pour les sacs diaphragmatiques antérieurs et interclaviculaires et ils concourent eux aussi dans une très large mesure à la ventilation parfaite du poumon. Ont-ils comme les précédents un rôle primordial pendant le vol ? Nous ne pouvons rien affirmer à cet égard, et seules des expériences qui n'entrent pas dans le cadre de cette étude seraient susceptibles de le démontrer. La constance et le grand développement des bronches récurrentes de ces sacs chez de très bons voiliers (Mouette, Goéland, Canard sauvage, etc.),

feraient penser à leur intervention probable dans la ventilation pulmonaire pendant le vol. A notre avis, cependant, ces sacs doivent avoir d'après leur situation anatomique et leurs rapports avec les viscères qui les entourent, une fonction mécanique concourant à diminuer le poids spécifique de l'animal, à maintenir son centre de gravité et à amplifier sa voix. Leur intervention dans la respiration serait surtout efficace pendant la marche ou pendant le repos de l'oiseau, les sacs interclaviculaires et diaphragmatiques antérieurs ayant alors un rôle moindre.

CHAPITRE IV

DÉVELOPPEMENT DU POUMON ET DES SACS

Le poumon prend assez rapidement chez l'embryon une structure caractéristique qui permet de reconnaître de bonne heure les principales dispositions réalisées chez l'adulte. Au début du sixième jour il ne présente d'après FANNY MOSER (1902) que la mésobronche qui le traverse longitudinalement et l'ébauche des quatre premières bronches diaphragmatiques ou entobronches. Sous cet état, il n'offre encore rien de bien caractéristique et sur les coupes transversales, l'ébauche pulmonaire tout entière avec les conduits épithéliaux qu'elle renferme et le mésenchyme qui les enveloppe ne diffère pas de l'ébauche pulmonaire des autres Amniotes d'une manière suffisante pour attirer l'attention. Mais il n'en est pas de même à la fin du *sixième jour*, et le poumon d'un embryon de cet âge dont la reconstruction plastique des conduits aériens est représentée dans la figure 4 est tout à fait caractéristique des Oiseaux. Nous commencerons par lui notre description embryologique qui est divisée en trois parties : 1° Développement des grandes voies aériennes (mésobronche, ento- et ectobronches) ; 2° Développement des bronches récurrentes ; 3° Développe-

ment des parabronches et du parenchyme pulmonaire. Le résumé de nos observations embryologiques a déjà été publié (A. Juillet, **1911**, *c*).

Développement des grandes voies aériennes. — Dans l'embryon de la fin du sixième jour la bronche extra-pulmonaire entre dans le poumon sous la forme d'un tube cylindrique étroit, à peine arrivée dans l'ébauche pulmonaire elle se continue par un tronc qui ne tarde pas à devenir beaucoup plus volumineux et de calibre irrégulier et qui répond au vestibule et à la mésobronche. Ce tronc parcourt toute la longueur de l'ébauche pulmonaire en décrivant un S allongé dont la partie moyenne, plus étendue que le reste, est contiguë à la face latéro-dorsale de l'ébauche pulmonaire. Sur cette bronche souche apparaissent à l'état d'ébauches plus ou moins avancées les principaux troncs bronchiques.

La première entobronche E_1 implantée sur la partie initiale même du tronc intra-pulmonaire se présente sous la forme d'un canal cylindrique légèrement courbé du côté ventral et qui se dirige médialement pour se renfler, sur le bord médial de l'ébauche, en une vaste poche irrégulière présentant des bourgeons au nombre de cinq dont deux sont bien visibles sur la figure 4. L'un répond au sac cervical, l'autre au rameau transverse de la première entobronche de l'adulte. Les autres bourgeons, non visibles sur la figure, donneront naissance aux bronches et aux parabronches situées sur le bord médial de la pente craniale.

La deuxième entobronche E_2 naît immédiatement en arrière de la précédente et, comme celle-ci, par un court conduit qui se bifurque bientôt en un rameau cylindrique E_2 *r. d.*, se recourbant dorsalement par rapport à la trachée et formant le rameau dorsal de l'adulte, puis en un deuxième rameau également cylindrique à son origine, qui décrit un S vers la face venrale du poumon et se termine du côté médial par un renflement aplati dans le sens dorso-ventral et portant déjà quelques extroflexions peu marquées, premiers indices des

bourgeons parabronchiques qui ne tarderont pas à paraître.

La troisième entobronche E_3 succède immédiatement à la précédente : elle comprend un tronc d'origine à peu près cylindrique qui se dirige vers la face ventrale du poumon, l'atteint et là se divise en deux renflements, l'un qui s'étend dans la partie médiale de l'ébauche pulmonaire est large, aplati et présente une série de petites bosselures, bourgeons de futures parabronches ; l'autre *S.d.a* vient faire une légère saillie sur la face ventrale et correspond à l'ébauche du sac diaphragmatique antérieur.

La quatrième entobronche E_4 succède aux précédentes et se dirige sur la face ventrale du poumon ; après s'être un peu élargie, elle se divise en deux prolongements, l'un longitudinal constitue l'ébauche de son tronc principal : l'autre transversal représente le tronc correspondant de l'adulte.

Les quatre entobronches se succèdent sans intervalle sur la portion initiale du tronc souche qui deviendra plus tard le vestibule mais qui, pour le moment, ne se distingue point du reste, bien que FANNY MOSER croie le reconnaître dès ce stade. Cette portion du tronc souche forme une zone de transition graduelle entre la bronche extra-pulmonaire régulièrement cylindrique et la mésobronche beaucoup plus renflée et à section plus nettement ovale.

Il faut remarquer que les troncs originels des entobronches, nés assez profondément dans l'épaisseur de l'ébauche pulmonaire se dirigent d'abord vers la face ventrale pour s'y étaler et atteindre ensuite la face médiale ; de cette façon, le lieu d'origine des parabronches qui vont en naître est toujours très périphérique, très écarté du centre de l'ébauche pulmonaire (fig. 4) (1).

La portion originelle des entobronches est chez l'embryon relativement beaucoup plus étendue que chez l'adulte : elle

(1) En arrière de la quatrième entobronche on voit parfois un petit bourgeon cylindrique légèrement recourbé qui suit la direction de la quatrième entobronche. C'est sans doute l'ébauche d'une cinquième entobronche que l'on observe dans quelques cas chez l'adulte.

occupe en effet toute la partie supérieure de l'S renversé, représenté par le tronc souche. En arrière de la dernière entobronche, la courbure de l'S s'enfonce profondément, de manière à amener la mésobronche jusque sous la face dorsale de l'ébauche pulmonaire. Dans cette portion de son trajet la mésobronche est élargie, un peu aplatie et donne naissance à différents troncs bronchiques. De ces troncs, cinq naissent du côté médial, et cinq du côté latéral. Ceux du côté médial sont plus volumineux, ils se dirigent sur la face médiale du poumon et répondent manifestement aux ectobronches.

La première ectobronche dont l'origine ne se voit pas sur la figure parce qu'elle est placée du côté médial, est séparée de la dernière entobronche par un intervalle assez marqué. Elle offre à son extrémité distale et surtout du côté dorsal, un élargissement analogue à ceux que nous avons trouvés jusqu'ici sur les gros troncs bronchiques.

La deuxième et la troisième ectobronches succèdent à la première et leur insertion sur la mésobronche se rapproche du bord médial comme on l'a vu chez l'adulte.

La quatrième ectobronche est un peu plus éloignée du côté caudal.

Enfin, plus loin encore, se trouve la cinquième ectobronche *Ect.* 5 tout à fait sur la convexité de la courbure extrême de l'S.

Les bourgeons latéraux qui naissent sur la face dorso-latérale du tronc souche dans la portion moyenne de son trajet, sont toujours plus petits que les bourgeons des ectobronches : ils sont au nombre de cinq. L'antérieur est placé dorsalement sur la mésobronche à côté de la première ectobronche : trois autres *b.s.l.* suivent le premier dont ils ne sont séparés que par un léger intervalle et se dirigent sur le bord latéral en formant des tubes étroits à peine renflés à leur extrémité. Le cinquième est un peu aplati et à peine saillant sur la figure 4. Ces bourgeons répondent au groupe des bronches secondaires latérales de Campana, lesquelles restent toujours plus petites que les ectobronches et les entobronches, et se confondent bientôt

dans la profondeur du poumon avec les parabronches issues des autres gros troncs bronchiques. On les distingue très bien sur les reconstructions de poumon d'embryons plus avancés, où elles ont atteint un développement un peu plus grand mais qui contraste toujours par sa faiblesse avec le développement des ectobronches. L'un des bourgeons représentés dans la figure 4, le troisième, répond au canal direct du sac diaphragmatique postérieur.

Les bronches qui prennent naissance sur le tronc souche ne sont point disposées irrégulièrement sur tout le pourtour de ce tronc, mais elles forment en somme deux rangées principales : l'une qui décrit une sorte de spire très allongée, est formée par les entobronches et les ectobronches qui peuvent en effet être reliées par une ligne spirale continue commençant sur le bord ventral du tronc souche à la première entobronche, pour se terminer sur le bord dorsal de a mésobronche, au niveau de la dernière ectobronche. La deuxième rangée est constituée par les bronches du groupe latéral de Campana, par conséquent nous trouvons là aussi comme d'Hardivillier (1897) l'a indiqué chez les Mammifères, la sériation linéaire des premières bronches.

La terminaison de la mésobronche dans le poumon de six jours mérite d'attirer l'attention (*Més.* fig. 4). Elle consiste en un tube cylindrique de calibre assez régulier qui décrit une courbure à concavité dorsale très fortement marquée, formant la courbure extrême de l'S dont nous avons déjà parlé et que Fanny Moser (1902) avait représentée dans son schéma figure 9, sans insister du reste sur l'importance de cette disposition. Cette importance n'en est pas moins réelle cependant, car les courbures si marquées de la mésobronche et le fait que les principaux troncs bronchiques ne se suivent pas sur ce tronc souche, mais sont disposés en deux groupes distincts, entobronches et ectobronches, placés chacun sur les courbures de l'S, a pour conséquence que les deux groupes de ces grosses bronches se trouvent par là même portés vers

la surface de l'ébauche pulmonaire ; en même temps ils s'écartent largement l'un de l'autre laissant entre eux une partie importante de mésenchyme compact et dépourvu de tout conduit aérien. Cette disposition sera encore plus marquée dans les stades postérieurs comme on le verra dans le poumon d'un embryon de huit jours.

Dans la reconstruction d'un poumon de *huit jours*, effectuée au même grossissement que celle d'un poumon de six jours, ce qui frappe d'abord, c'est l'énorme développement qu'a pris dans le sens dorso-ventral, l'ébauche pulmonaire et que l'on peut exprimer rapidement en disant que le rapport entre la longueur de la reconstruction et son épaisseur qui était de 2 au sixième jour, est maintenant 1,70.

Mais en dehors de ce grand changement intervenu dans l'épaisseur, les autres modifications sont peu profondes. Elles se bornent à développer certains détails indiqués dans le modèle précédent et à lui donner une forme plus voisine encore du type de l'adulte, mais néanmoins dans un état intermédiaire très propre à faire comprendre le développement général. C'est pour cette raison qu'il m'a paru inutile de reconstruire des états intermédiaires qui n'auraient certainement point donné de résultat valant la peine et le temps qu'ils m'auraient coûtés.

Dans le poumon de huit jours, le tronc souche garde la forme en S qu'il avait au stade précédent et la partie moyenne de l'S est toujours voisine de la face dorsale. A ce stade comme au précédent, il est impossible de distinguer, soit par un changement de calibre, soit par tout autre caractère, le vestibule de la mésobronche. Celle-ci est toujours large, sauf dans sa partie caudale, et aplatie dorso-ventralement. Le plus grand changement qui se manifeste dans son étendue porte dans sa partie terminale, sur la courbure extrême de l'S qui se ferme beaucoup, de telle sorte que l'extrémité de la mésobronche est presque pliée à angle droit sur le reste du tronc (caractère qui s'éloigne passablement de la disposition qu'elle montre chez l'adulte).

Sur cette extrémité de la mésobronche, est inséré le sac abdominal qui forme à ce moment un tube variqueux dirigé directement en arrière (*S. ab.* fig. 5). Ce tube ne paraît pas prolonger directement la mésobronche comme il le fait chez l'adulte; mais cette disposition tient sans doute à la forte courbure de l'extrémité mésobronchique dont il vient d'être question. Elle s'effacera peu à peu au fur et à mesure de l'allongement général des parties et du poumon tout entier ; la mésobronche perdra les courbures successives qui, chez les embryons des premiers jours, lui donnent la forme d'un S, pour prendre la direction à peu près rectiligne qu'elle garde chez l'adulte.

Reprenons maintenant le détail des diverses bronches dans le poumon de huit jours.

La première entobronche (E_1 fig. 5) se dirige un peu plus cranialement qu'au stade antérieur, et son tronc au lieu d'être transversal est devenu oblique. Son extrémité élargie s'est fendue en trois digitations, élargies elles-mêmes distalement, et présentant à ce niveau des sillons séparant des saillies qui s'indiquent déjà comme des divisions futures. Ces trois grandes digitations répondent aux deux premières, décrites dans l'embryon de six jours. Le petit bourgeon cylindrique désigné comme ébauche du sac cervical s'est allongé et fait une saillie spéciale à la surface du poumon *S. c.* Des deux bourgeons bronchiques appartenant à cette même entobronche, l'un situé plus médialement, a donné naissance à un rameau bifurqué qui correspond indubitablement au rameau cranial, l'autre, situé plus en dehors et du côté dorsal, forme les branches du rameau latéral de l'entobronche.

La deuxième entobronche E_2 s'est développée dans la même proportion que la première. L'extrémité distale de son rameau médial s'est divisée en trois digitations qui montrent une tendance à se subdiviser elles-mêmes par un plan horizontal et par conséquent à se dédoubler. Son rameau dorsal E_2 *r. d.* qui contourne la trachée est très variqueux et présente déjà quelques bourgeons distincts, origines de parabronches futures.

La troisième entobronche E_3 a son extrémité distale largement étalée et divisée en trois digitations principales par des sillons très profonds qui entament toute l'épaisseur de l'élargissement de la bronche. Son extrémité caudale présente aussi une digitation moins marquée, formant l'ébauche du quatrième rameau issu de cette extrémité bronchique. Comme pour la bronche précédente, les bourgeons formés par les incisures qui ont divisé l'élargissement distal, paraissent s'être dédoublés par un plan frontal et forment deux séries superposées de rameaux bronchiques, l'une superficielle, l'autre profonde. La portion latérale de cette troisième entobronche non visible sur la figure 5 s'est beaucoup développée : elle forme une vaste poche placée à la face ventrale du poumon et un peu du côté latéral ; c'est le sac diaphragmatique antérieur qui donne, par son extrémité craniale, un bourgeon très net s'enfonçant dans le tissu pulmonaire et qui constitue l'origine des bronches récurrentes de ce sac. Sur le conduit qui rattache le sac diaphragmatique antérieur à la troisième entobronche est inséré un tube variqueux irrégulier dirigé cranialement et en dehors pour aller se placer cranialement à l'entrée de la bronche dans le poumon et qui constitue l'ébauche du sac thoracique. Ces parties ne pouvaient être représentées sur la figure 5, vue par la face médiale. Pour comprendre leur disposition voir fig. X.

La quatrième entobronche, E_4 qui au stade précédent avait ses extrémités distales placées encore profondément dans le mésenchyme et assez éloignées de la périphérie de l'ébauche pulmonaire, a atteint maintenant cette dernière, au moins pour ce qui est de son rameau médial qui se comporte à son extrémité distale comme ceux des précédentes entobronches. Il se termine en effet, par un élargissement en patte d'oie, aplati contre la périphérie de l'ébauche pulmonaire et qui tend à se diviser par des sillons, en rameaux bronchiques tant superficiels que profonds. Le rameau latéral a beaucoup grandi et s'est porté très nettement vers le bord latéral de l'ébauche.

Il existe parfois dans cet embryon, une cinquième entobronche dont le tronc irrégulier présente une série de bosselures, origine d'autant de futurs rameaux, mais qui n'est pas vue sur la face représentée de la reconstruction.

Les ectobronches ont beaucoup grandi depuis le sixième jour, elles se déploient en un éventail dont les branches partant du bord médial de la mésobronche se dirigent d'abord en dedans puis se recourbent de haut en bas, dans la direction dorso-ventrale pour se porter vers les extrémités correspondantes des entobronches qui commencent à s'incliner vers elles (fig. 5). L'extrémité distale des ectobronches qui se replie ainsi le long de la face médiale du poumon et va au-devant des bourgeons entobronchiques présente la même forme que ces derniers, c'est-à-dire un élargissement distal en patte d'oie avec des bronches superficielles et des bronches profondes, indiquées seulement à ce moment par quelques renflements peu distincts.

Le groupe des bronches secondaires latérales que nous avons vu exister au stade de six jours, présente maintenant un développement plus considérable, chacune de ces bronches s'étant fortement allongée dans le sens latéral et munie en outre de bronches tertiaires. L'une d'elle, la troisième, est plus longue que les autres et présente à son extrémité distale, un bourgeon spécial qui s'enfonce dans le mésenchyme du diaphragme primaire et qui va devenir le sac diaphragmatique postérieur.

Si on examine la face médiale de la reconstruction (fig. 5), on observe une série de dispositions très importantes parce qu'elles font encore ressortir la caractérisation précoce du poumon des Oiseaux, par certains traits particuliers de son ébauche et par le mode de formation des ramifications bronchiques. Sur cette figure, on voit en effet que les ramifications bronchiques sont groupées sur les deux faces dorsale et ventrale du poumon d'une manière exclusive, laissant entre elles un large espace vide occupé par le mésenchyme. La face ventrale nous présente les quatre entobronches

dont le bord médial élargi offre maintenant une série de digitations correspondant aux bourgeons des parabronches. Ces digitations s'infléchissent du côté dorsal, pour passer de la face ventrale du poumon, où elles sont nées, sur la face médiale : elles semblent ainsi aller au-devant des digitations venues des ectobronches. Dans certains points et notamment sur la troisième entobronche, on distingue nettement deux rangs de digitations superposées, les unes plus externes contiguës à la face médiale de l'ébauche, les autres plus profondes et situées dans l'épaisseur même du mésenchyme. Cette subdivision des extrémités bronchiques, répondant comme il a été dit à la formation de parabronches internes, paraît se faire, comme la formation des digitations elles-mêmes, par une sorte d'étranglement et de pincement des extrémités élargies des entobronches, telles qu'on les a décrites au stade précédent. Par suite, ces extrémités d'abord continues présentent des formations digitées ou pennées, subdivisées même en deux plans, ou tout au moins pourvues de digitations pennées à leur face profonde. Les extrémités médiales des ectobronches se comportent de même et se dirigent vers celles des entobronches en suivant la face médiale du poumon : on voit ainsi dans la figure 5 ces extrémités en regard les unes des autres, faire présager la liaison qui s'effectuera plus tard entre elles et qui viendra fermer le cercle constitué par chaque conduit aérien.

Ainsi les premières ramifications des gros troncs bronchiques sont d'abord exclusivement superficielles et, rampant sur les faces opposées de l'ébauche pulmonaire, s'avancent les unes vers les autres, laissant entre elles comme aux stades précédents une partie de l'ébauche pulmonaire dépourvue de ramifications bronchiques et uniquement occupée par le mésenchyme. Cette disposition assez facile à voir sur la reconstruction se retrouve de même sur les coupes et notamment sur le bord médial où les parabronches *Pb* vont nettement les unes au devant des autres (fig. v).

Toutes les ébauches bronchiques contenues dans le poumon de huit jours étant ainsi décrites, il convient de signaler les ressemblances et les différences que ce poumon présente avec celui des autres animaux.

La distribution superficielle des principaux troncs bron-

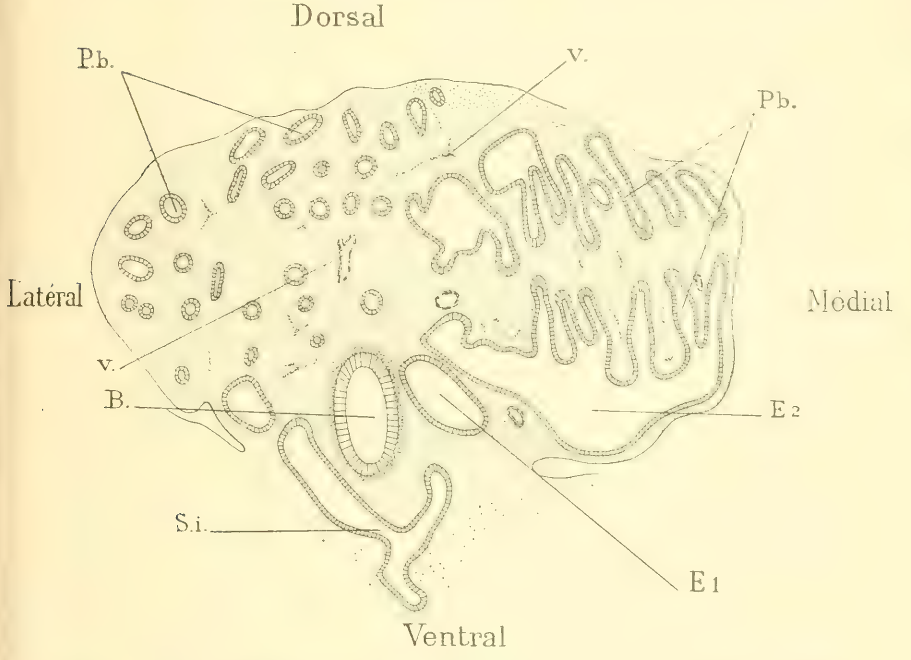


FIG. V. — Coupe transversale dans le poumon droit d'un embryon de Poulet de 9 jours. Développement des parabronches dans le mésenchyme pulmonaire. Gr. = 1 × 50 — *B.*, bronche extra-pulmonaire ; E_1., première entobronche ; E_2., deuxième entobronche ; *P. b.*, parabronches ; *S i*, sac interclaviculaire ; *v.*, vaisseaux sanguins.

chiques indique déjà un des caractères les plus frappants du poumon adulte des Oiseaux ; mais le poumon de huit jours n'offre pas encore la caractéristique dominante, la continuation directe des tubes bronchiques les uns dans les autres par confluence de leurs extrémités distales. Sous ce rapport cette ébauche pulmonaire rappelle donc encore les caractères de l'arbre bronchique des autres Amniotes chez lesquels cette fusion ne s'opère jamais.

Il est vrai que l'ébauche des sacs aériens déjà visibles à

ce stade est encore un trait caractéristique ; mais à ce moment les sacs aériens ne sont point encore assez dilatés pour attirer l'attention d'une manière trop forte, et à part l'un deux (le sac diaphragmatique antérieur) dont les dimensions relativement considérables et la forme très différente des extrémités distales des bronches, constituent des traits distinctifs, les autres n'offrent pas encore à ce moment de caractères bien particuliers et ne s'opposent pas suffisamment à de simples bronches pour qu'on les distingue sans autre considération. En effet, sur les reconstructions de l'arbre bronchique seules reconstructions que l'on puisse faire de l'ébauche pulmonaire, les ébauches des sacs cervical, interclaviculaire, diaphragmatique postérieur et abdominal se montrent comme des conduits plus ou moins cylindriques. On a déjà signalé celles du sac cervical, du sac interclaviculaire, du sac abdominal : celle du sac diaphragmatique postérieur est constituée par la troisième bronche latérale, née sur la mésobronche et que l'on a signalée dans l'embryon de six jours. Mais sur les coupes totales où se voit la périphérie de l'ébauche pulmonaire, les rapports particuliers que les ébauches des sacs contractent avec elle, permettent de les distinguer nettement : en effet, comme l'a fait remarquer Bertelli (**1905**), ces ébauches s'enfoncent plus ou moins profondément dans la lame mésenchymateuse qui constitue le diaphragme primaire et s'y développent ultérieurement d'une manière prépondérante. Dans ce développement la partie cavitaire des sacs repousse au-devant d'elle une partie du diaphragme primaire, tandis qu'elle laisse entre elle-même et le tissu du poumon, l'autre moitié du diaphragme primaire qui va constituer le diaphragme définitif.

Nous ne occuperons pas du développement ultérieur de la partie cavitaire des sacs renvoyant pour cela au travail très détaillé de l'auteur italien. Nous ferons remarquer seulement que les sacs aériens se comportent dans leurs ébauches primitives exactement comme des bronches. Ce qui le prouve bien, c'est qu'ils participent de ce caractère si particulier des

bronches des Oiseaux, à savoir d'entrer à nouveau en contact avec les bronches venues d'un point opposé et de se fusionner avec elles. C'est ainsi en effet, qu'il faut expliquer la formation des bronches récurrentes dont nous allons examiner maintenant le développement.

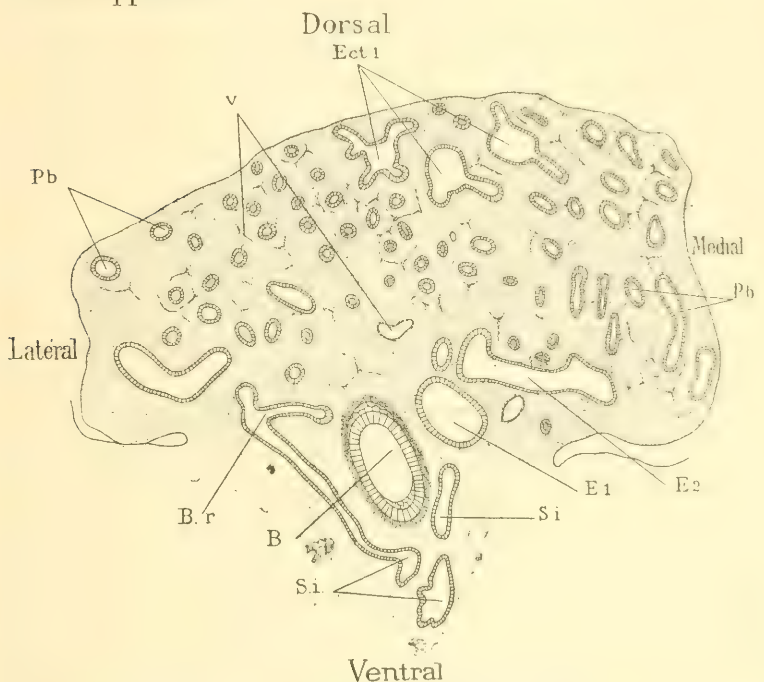


Fig. VI. — Coupe transversale dans le poumon droit d'un embryon de Poulet de 10 jours. Développement des bronches récurrentes du sac interclaviculaire. Gr. = 1 × 38. — *B.*, bronche extra-pulmonaire ; *B. r.*, bronche récurrente du sac interclaviculaire ; E_1, première entobronche ; E_2, deuxième entobronche ; Ect_1., première ectobronche ; *Pb.*, parabronches ; *S. i.*, sac interclaviculaire ; *v.*, vaisseaux sanguins.

Développement des bronches récurrentes. — Ces bronches ne sont autre chose que la continuation de l'extrémité distale des sacs, elles établissent une anastomose entre un sac aérien comparable à une bronche et une autre bronche. En se basant sur cette manière de voir, on peut donc décrire dans les sacs aériens trois parties qui sont : 1° un conduit direct représenté par un tronc bronchique, naissant sur une grosse bronche (entobronche ou mésobronche) ; 2° une partie cavitaire cons-

tituant le sac lui-même et se développant en dehors du poumon ; 3° une partie récurrente qui représente l'extrémité distale des bronches ordinaires et qui, comme celles-ci, sert à établir la communication entre deux territoires bronchiques d'origine distincte.

La description du développement des bronches récurrentes mérite d'autant plus de nous retenir un instant, qu'elle est un point absolument inconnu encore de la structure pulmonaire des Oiseaux et qu'elle confirme pleinement l'interprétation que nous avons donnée de ces bronches.

Nous les examinerons à propos de chaque sac.

Le sac cervical ne présente jamais chez l'adulte de bronche récurrente. Chez l'embryon son ébauche est toujours très simple et a la forme d'un canal plus ou moins renflé à son extrémité distale, saillant hors de l'ébauche pulmonaire, mais dépourvu de bourgeons latéraux.

Le sac interclaviculaire présente des bronches récurrentes très visibles sur les coupes transversales de l'embryon au dixième jour. Comme le montre la figure VI, le sac interclaviculaire offre à ce moment la forme d'une cavité aplatie *S. i.* fig. VI, situé ventralement à la bronche extra-pulmonaire dans l'épaisseur du diaphragme primaire ; mais cette cavité n'est pas simple, elle se prolonge par des diverticules distincts : deux sont représentés dans la figure VI, l'un plus médial se place au voisinage de la bronche et formera plus tard la partie du sac qui enveloppe cette dernière. L'autre placé du côté latéral, comprend deux bourgeons qui s'enfoncent dans le mésenchyme de l'ébauche pulmonaire et qui répondent manifestement aux bronches récurrentes. L'un d'eux dirigé vers la bronche intra-pulmonaire, présente à son extrémité distale un épaississement de son épithélium qui indique le bourgeonnement de cette extrémité bronchique. Ce caractère montre que l'on a bien à faire à un rameau né sur ce sac et non pas à un tube qui viendrait s'y ouvrir en partant d'ailleurs. L'examen attentif de la série confirme entièrement que cette

bronche est un diverticule du sac, car elle ne se rattache qu'à lui et ne communique encore avec aucune autre cavité aérienne. En outre, l'étude comparative d'autres embryons du même âge ne laisse pas douter du bourgeonnement intra-pulmonaire, de l'extrémité latérale de l'ébauche du sac interclaviculaire. Comme d'autre part, ces bourgeons sont

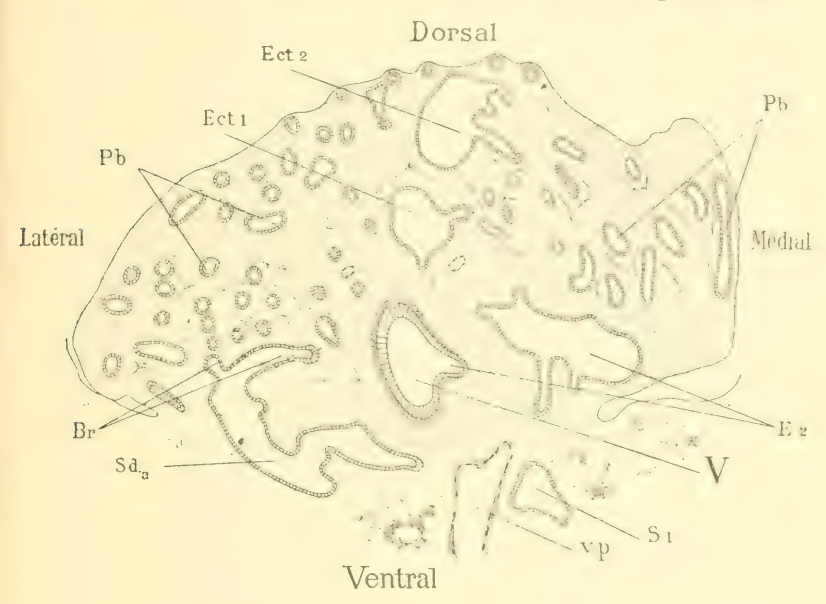


FIG. VII. — Coupe transversale dans le poumon droit d'un embryon de Poulet de 10 jours : cette coupe passe un peu en arrière de celle représentée dans la figure VI. Développement des bronches récurrentes du sac diaphragmatique antérieur. Gr. = 1 × 38. — *B r.*, bronches récurrentes du sac diaphragmatique antérieur ; E_2., deuxième, entobronche ; Ect_1., première ectobronche ; Ect_2., deuxième ectobronche ; *P. b.* parabronches ; *S. d. a.*, sac diaphragmatique antérieur ; *S. i.*, sac interclaviculaire ; *V*, vestibule ; *v. p.*, veine pulmonaire.

situés latéralement à la bronche, il ne peut être mis en doute qu'ils répondent aux bronches récurrentes, décrites dans le sac interclaviculaire de l'adulte.

Les bronches récurrentes du sac diaphragmatique antérieur, se distinguent de même très aisément sur l'embryon de 10 jours. La figure VII représente ce sac dont la cavité, située dans le diaphragme primaire, est fort irrégulière *S. d. a.* fig. VII. et de même que pour le sac précédent, on distingue sur l'ex-

trémité latérale une série de bourgeons ou de conduits répondant indubitablement aux bronches récurrentes. Ces conduits sont en effet très nettement intra-pulmonaires. Si l'on fait passer une ligne droite par les extrémités de la cavité pleurale,

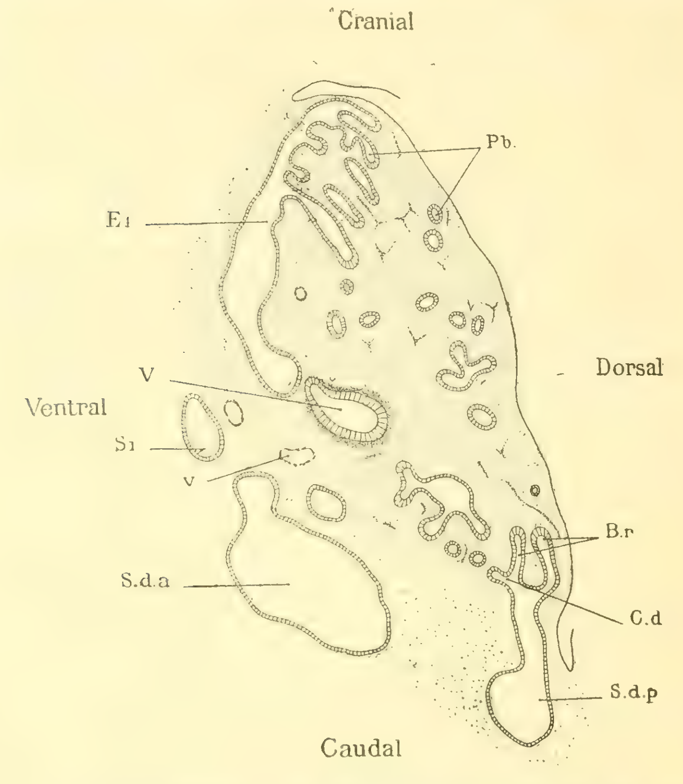


Fig. VIII. — Coupe sagittale dans le poumon droit d'un embryon de Poulet de 9 jours. Développement des bronches récurrentes du sac diaphragmatique postérieur. Gr. = 1 × 38. — *B. r.*, bronches récurrentes du sac diaphragmatique postérieur ; *C. d.*, canal direct de ce sac ; E_1, première entobronche ; *Pb.*, parabronches ; *S. d. a.*, sac diaphragmatique antérieur ; *S. d. p.*, sac diaphragmatique postérieur ; *S. i*, sac interclaviculaire ; *V*, vestibule.

cette ligne, répondant à une coupe du hile pulmonaire, rencontre le bord ventral de la bronche extra-pulmonaire et laisse en dehors du poumon la plus grande partie du sac diaphragmatique antérieur, tandis que le reste de ce sac, et en particulier les bourgeons et les conduits qui lui sont annexés, sont nettement intra-pulmonaires. Comme pour le

sac interclaviculaire ces bronches récurrentes sont situées du côté latéral, c'est-à-dire en dehors de la bronche et par conséquent dans une position tout à fait distincte de celle du conduit direct de ce sac.

Les bronches récurrentes du sac diaphragmatique postérieur, sont particulièrement bien visibles sur la figure VIII qui appartient à une série de coupes faites parallèlement à la face ventrale de l'ébauche pulmonaire. Le sac se montre rattaché au poumon par un canal et il s'y prolonge par trois conduits : deux dirigés à peu près parallèle-

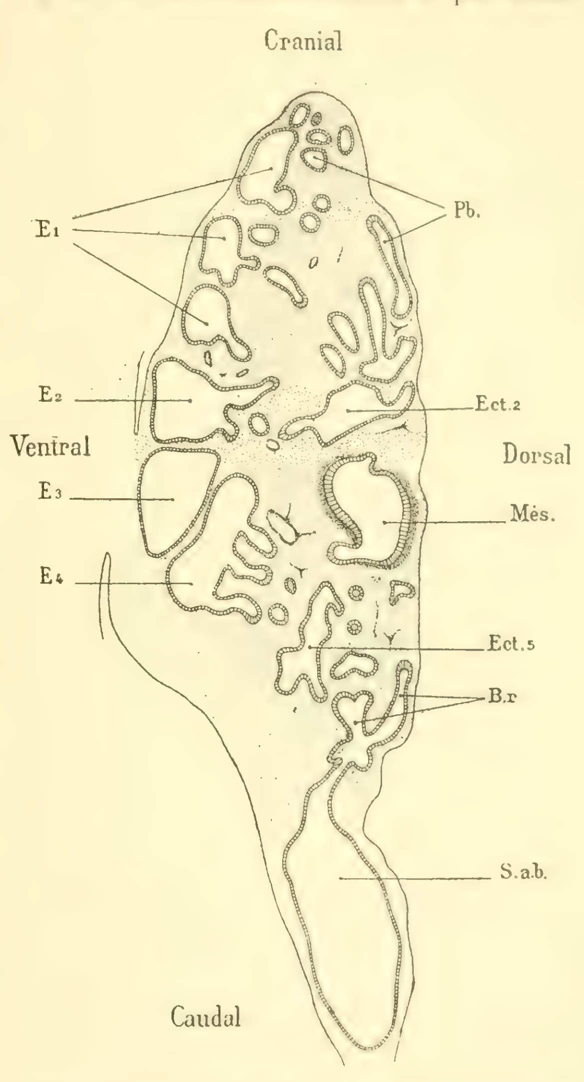


FIG. IX. — Coupe sagittale dans le poumon droit d'un embryon de Poulet de 9 jours. Développement des bronches récurrentes du sac abdominal. Gr. = 1 × 38. — *B. r.*, bronches récurrentes du sac abdominal ; E_1, E_2, E_3, E_4, première, deuxième, troisième, et quatrième entobronches ; *Ect.*$_2$, *Ect*$_5$., deuxième et cinquième ectobronches ; *Mes.*, mésobronche ; *Pb.*, parabronches ; *S. ab.*, sac abdominal.

ment l'un à l'autre vers l'extrémité craniale du poumon représentent les bronches récurrentes *B. r.* fig. VIII, l'autre dirigé médialement et d'arrière en avant est beaucoup plus court. Il représente l'extrémité du conduit direct du sac comme il est facile de le voir en suivant la série. Un peu en dedans de lui, se voient deux parabronches coupées transversalement. Enfin, dans la même figure, on distingue le sac diaphragmatique antérieur *S. d. a.* et une partie de son canal direct, situé sur le bord médial, enfin une partie du canal du sac interclaviculaire *S. i.*

Le sac abdominal se comporte chez l'embryon d'une façon assez particulière, à cause de la courbure très prononcée de l'extrémité de la mésobronche qui le porte. Cette courbure se ferme presque sur l'embryon de huit jours, de sorte que le sac abdominal forme presque un angle droit avec l'extrémité de la mésobronche. Cette disposition est encore conservée dans l'embryon de dix jours où nous voyons ce sac appendu par un canal étroit à une sorte de carrefour arrondi, sur lequel s'implantent quelques bronches. Ce carrefour est formé par l'extrémité terminale de la mésobronche, sur laquelle s'insérent deux canaux récurrents à direction caudo-craniale *B. r.* qui pénètrent dans le poumon et dont l'un plus médial présente une bifurcation à son extrémité, laquelle est en voie de bourgeonnement comme le montre l'épaisseur de l'épithélium (fig. IX).

La figure X schématise bien le développement des sacs aériens et de leurs bronches récurrentes. Elle représente la face ventrale du poumon d'un embryon de Poulet sur laquelle ne sont figurés que les entobronches indiquées par un pointillé, la mésobronche et les sacs aériens. Ces derniers sont encore tout petits et ne recouvrent qu'une partie limitée de l'ébauche pulmonaire.

Le sac cervical *S. c.* inséré sur le rameau cranial de la première entobronche E_1 forme un prolongement en massue sur l'extrémité craniale de l'ébauche pulmonaire. Le sac interclaviculaire *S. i.* né sur le conduit d'origine du sac diaphragma-

tique antérieur, qui se rattache lui-même à la troisième entobronche, est relié à ce canal direct par un conduit cylindrique, le canal interclaviculaire précédemment décrit *C. i.* Il s'étale

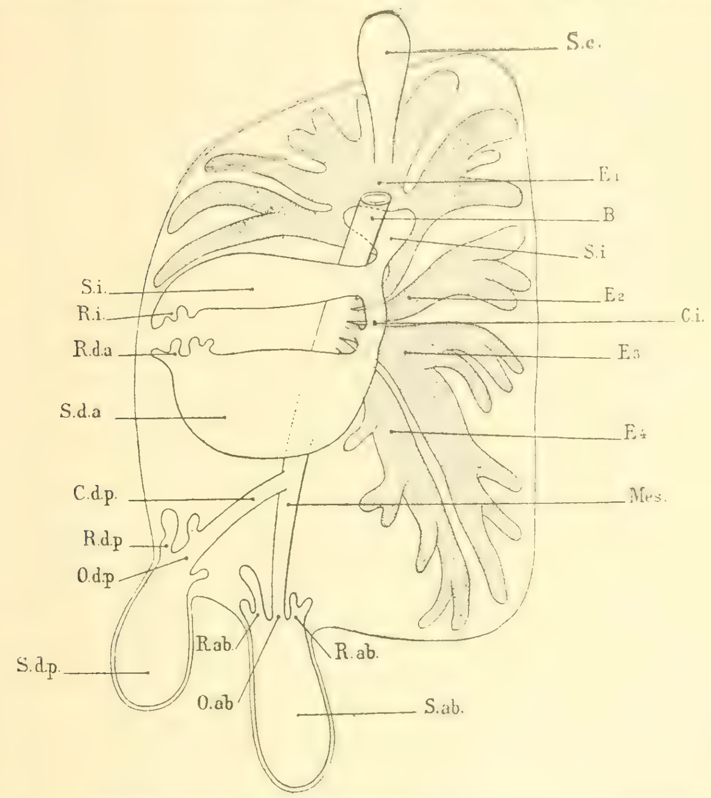


Fig. X. — Schéma pour montrer les rapports des sacs et de leurs bronches récurrentes avec la face ventrale du poumon droit (embryon de Poulet au dixième jour). — *B.*, bronche extra-pulmonaire ; *C. d. p.*, canal direct du sac diaphragmatique postérieur ; *C. i.*, canal du sac interclaviculaire ; E_1, E_2, E_3, E_4, première, deuxième, troisième et quatrième entobronches ; *Mes.*, mésobronche ; *O. ab.*, orifice direct du sac abdominal ; *O. d. p.*, orifice direct du sac diaphragmatique postérieur ; *R. ab.*, bronches récurrentes du sac abdominal ; *R. d. a.*, bronches récurrentes du sac diaphragmatique antérieur ; *R. d. p.*, bronches récurrentes du sac diaphragmatique postérieur ; *R. i.*, bronches récurrentes du sac interclaviculaire ; *S. ab.*, sac abdominal ; *S. c.*, sac cervical ; *S. d. a.*, sac diaphragmatique antérieur ; *S. d. p.* sac diaphragmatique postérieur ; *S. i.* sac interclaviculaire.

sur la face ventrale du poumon donnant à son extrémité latérale deux ou trois bourgeons représentant ses bronches récurrentes *R. i.* et il émet du côté cranial un diverticule *S. i.* qui se place dorsalement à la bronche extrapulmonaire *B*

Le sac diaphragmatique antérieur *S. d.a.*, né avec le précédent sur la troisième entobronche, s'étale comme lui à la face ventrale du poumon et émet également par son extrémité latérale des diverticules bronchiques qui rentrent dans le poumon pour former des bronches récurrentes *R. d. a.* Le sac diaphragmatique postérieur *S. d. p.*, qui se développe en grande partie en dehors du poumon, se rattache par une grosse bronche latérale secondaire à la mésobranche *C. d. p.* Il émet des diverticules récurrents *R. d. p.* sur tout le pourtour de son orifice direct *O. d. p.* Il en est de même pour le sac abdominal *S. ab.* situé à l'extrémité caudale de la mésobronche.

Développement des parabronches et du parenchyme. — Les parabronches se sont, depuis le huitième jour, considérablement développées. Dès le neuvième jour, les parabronches venues de la face profonde des ectobronches et des entobronches ont envahi le mésenchyme qui occupe le milieu de l'ébauche pulmonaire qui est alors traversée de toute part de conduits aériens. Dès le dixième jour le mésenchyme jusque-là continu et homogène, commence à se diviser en territoires distincts autour des parabronches grâce à l'apparition des vaisseaux sanguins qui décrivent, sur les coupes transversales, des polygones réguliers autour de chaque parabronche prise comme centre. Cette disposition qui s'aperçoit déjà sur le côté latéral de la coupe VII est figurée en détail dans les planches (fig. 6). Les vaisseaux qui forment ce polygone sont d'abord à l'état de pointes d'accroissement pleines, puis ils se creusent, çà et là, de lumières dans lesquelles on aperçoit des hématies. L'apparition des vaisseaux divise le mésenchyme en une série de prismes polygonaux ayant chacun pour axe une parabronche et indique ainsi de bonne heure une des dispositions fondamentales du poumon des Oiseaux, à savoir la distribution de leur parenchyme pulmonaire en colonnes prismatiques, qui a été observée depuis longtemps et figurée par Rainey (1849). Les différents conduits qui traversent le poumon ont à peu près tous à ce moment la même structure, et ils sont

constitués par des tubes épithéliaux, formés de cellules cylindriques hautes et présentant à peu près partout les mêmes dimensions, sauf à l'extrémité végétante des parabronches où l'épithélium est un peu plus élevé. Autour de ces tubes épithéliaux le mésenchyme forme une couche plus dense dans le pourtour des gros troncs bronchiques ou plus exactement autour du vestibule, de la mésobronche et de la partie tout à fait initiale des entobronches. Ce revêtement comprend : 1° une couche de fibres musculaires lisses, situées immédiatement en dehors de l'épithélium ; 2° un strate de cellules mésenchymateuses serrées les unes contre les autres et qui double extérieurement cette couche musculaire.

Au delà des gros troncs dont il vient d'être question, ce strate mésenchymateux fait complètement défaut et l'on observe seulement une couche musculaire lisse ; mais cette dernière s'étend d'une manière absolument continue sur toutes les ramifications de l'arbre bronchique ne s'arrêtant qu'à une courte distance de l'extrémité bourgeonnante des parabronches qu'elle n'atteint point, tant que dure leur accroissement.

Cet accroissement s'effectue principalement du neuvième au treizième jour, et c'est pendant cette période que la masse mésenchymateuse centrale de l'ébauche pulmonaire est envahie par les parabronches marchant à la rencontre les unes des autres, comme on le voit bien sur la figure 5 ou sur la coupe V, E_2 et *Pb*.

La rencontre des parabronches opposées s'effectue à la fin de cette période et la figure 7 en montre un exemple très net, observé au treizième jour. Comme on pouvait déjà le deviner par la disposition des parabronches chez l'adulte, une parabronche avant de se fusionner avec celle qui vient du côté opposé, se divise en Y ; puis chacun des bourgeons formant les bronches divergeantes de l'Y entre en contact avec un bourgeon venu d'une autre parabronche. Le tissu mésenchymateux qui les séparait, a entièrement disparu et les deux épithéliums s'accolent l'un à l'autre en s'engrènant profondément (fig. 7). Ils for-

ment ainsi une cloison épithéliale double qui ne tardera pas à disparaître, faisant place à la continuité parfaite des deux parabronches. La disparition de la cloison épithéliale formée par la rencontre des parabronches opposées, doit avoir une durée assez limitée car on n'en n'observe pas un grand nombre dans une même coupe ; le plus souvent, on trouve les parabronches encore légèrement distantes ou au contraire en communication parfaite entre elles, sans laisser de trace de la manière dont cette communication s'est effectuée ; mais l'observation rapportée dans la figure 7 ne peut laisser aucun doute sur ce point. Cette communication s'établit constamment au niveau des extrémités les plus reculées des parabronches, par abouchement direct et non point par des communications latérales entre bronches voisines comme le pensait MILLER (1893) lorsqu'il comparait les communications bronchiques des Oiseaux aux perforations latérales que l'on peut observer dans les cloisons de sacs respiratoires voisins chez les Reptiles.

Dans le même temps que les communications s'établissent entre parabronches, celles-ci commencent à engendrer par toute leur périphérie le parenchyme pulmonaire (fig. 8 et 9). Pour cela, elles émettent sur toute leur surface externe une série de bourgeons d'abord pleins qui se dirigent radialement en s'enfonçant peu à peu dans le mésenchyme. Ces bourgeons pleins, pour végéter en dehors, écartent les cellules musculaires lisses dont il a déjà été question et passent entre ces dernières. Les muscles restent au pourtour immédiat de la parabronche où ils forment non plus un revêtement continu, mais un réticulum dont les travées sont contenues entre les bourgeons radiés de la parabronche. La lumière de la parabronche, bien qu'elle ne se prolonge pas encore jusque dans l'épaisseur des bourgeons qui au treizième jour sont pleins, forme cependant des diverticules irréguliers et se montre sur les coupes transversales irrégulièrement étoilée. Le fond des bourgeons saillants dans le mésenchyme est formé de cellules plus claires que celles de l'épithélium parabronchique. Ces bourgeons se

produisent avec une grande rapidité et en grand nombre. Ils ne tardent pas non plus à devenir creux et au quinzième jour (fig. 9), autour de chaque parabronche, on distingue une série de petits diverticules épithéliaux constitués par un épithélium unistratifié qui rayonnent tout autour de la parabronche et dont on voit les lumières s'ouvrir directement dans celle de cette dernière, lorsque la coupe les a rencontrées suivant leur axe. L'ensemble de ces diverticules radiés forme maintenant dans chaque prisme parabronchique une petite masse centrale plus fortement colorée que le mésenchyme ambiant qui la limite, et cette opposition s'accuse d'autant plus que le mésenchyme lui-même devient plus transparent et plus clair par suite du développement de sa substance fondamentale qui écarte d'autant plus ses cellules, et aussi par la formation de fentes dans son épaisseur.

Les diverticules radiés engendrés autour de chaque parabronche sont d'abord simples, mais ils ne tardent pas à se bifurquer ou à se ramifier plus abondamment par leur extrémité distale, comme on le voit très bien à partir du seizième jour. Il résulte de ce bourgeonnement (fig. 10), que l'on peut décrire dans les diverticules des parabronches deux parties : 1° une partie centrale plus large qui débouche directement dans la lumière de la parabronche que nous appellerons *vestibule* ; 2° des conduits périphériques plus fins naissant à peu près à la même hauteur dans le vestibule et qui sont les *capillaires aériens*.

Les vestibules sont séparés les uns des autres, par des lames étroites formées par les restes du tissu compris entre deux diverticules voisins. La partie la plus interne de ces lames qui répond au pourtour de la parabronche primitive forme comme un éperon saillant dans la lumière de cette dernière, éperon qui renferme près de son bord libre la bande musculaire lisse, résultant de l'écartement de la lame musculaire primitivement continue de la parabronche embryonnaire.

Malgré les recherches multipliées faites sur des embryons

recueillis entre le seizième jour et l'éclosion, il ne m'a pas été possible de suivre le développement du parenchyme pulmonaire. On peut observer aisément des figures un peu plus compliquées que celles du seizième jour. On voit en particulier les vestibules et les capillaires aériens qui leur font suite se différencier et s'opposer davantage, mais on ne saisit ni la formation ni le progrès des anastomoses qui s'établissent entre les différents capillaires d'un même parabronche ou de parabronches voisines et qui caractérisent le poumon achevé. On peut en effet, observer déjà des anastomoses parfaitement établies dans un petit Poulet encore dans la coquille, aussi bien que chez un Poulet éclos : mais le moment précis où s'établissent ces anastomoses m'a complètement échappé, bien que je me sois efforcé d'étudier des embryons de différents âges.

CHAPITRE V

LE PARENCHYME PULMONAIRE : ÉTUDE HISTOLOGIQUE

Comme on l'a vu dans la description embryologique, les bronches des Oiseaux présentent une structure très uniforme pendant tout le cours du développement. Toutes consistent en un tube épithélial dont la paroi, formée de cellules cylindriques hautes, est revêtue extérieurement par une couche, d'abord continue, de fibres musculaires lisses. La partie initiale de l'arbre bronchique qui répond au vestibule de l'adulte présente seule en dehors de cette couche musculaire une couche plus dense de mésenchyme qui la distingue des autres bronches. Chez l'adulte, on peut distinguer dans l'arbre bronchique les parties suivantes :

1° La *bronche extra-pulmonaire ;* 2° le *vestibule ;* 3° la *mésobronche* avec la partie initiale des entobronches jusqu'à la terminaison du canal direct des sacs aériens correspondants,

le canal direct du sac diaphragmatique postérieur, et enfin la partie initiale des bronches récurrentes, parties qui ont toutes la structure de la mésobronche et forment avec elle la troisième catégorie des voies aériennes ; 4° les gros *troncs bronchiques* (entobronches ou ectobronches) considérés un peu au delà de leur origine qui appartient à la catégorie précédente et qui ne portant de parenchyme pulmonaire que sur une partie de leur étendue ont reçu de F. E. SCHULZE le nom d'*hémiparabronches ;* 5° toutes les *parabronches* quelle que soit leur situation et leur diamètre.

Chacune de ces catégories offre une structure différente et mérite d'être étudiée à part.

BRONCHE EXTRA-PULMONAIRE. — La bronche extra-pulmonaire comprend une tunique muqueuse, des anneaux cartilagineux, et en dehors d'eux une mince couche de tissu conjonctif lâche, revêtue par l'épithélium du sac interclaviculaire qui l'entoure.

La tunique muqueuse comprend un épithélium cylindrique haut, à cils vibratiles et présente des plis longitudinaux peu marqués dont le fond est généralement occupé par des cellules à mucus. Le chorion de la muqueuse est mince et peu développé. Les anneaux cartilagineux, toujours complets, sont souvent revêtus d'une couche mince de tissu osseux, d'origine périchondrale, et leurs cellules cartilagineuses sont fréquemment bourrées de granulations graisseuses, comme cela s'observe du reste dans le cartilage de l'arbre bronchique des Mammifères adultes. Ces anneaux sont unis entre eux par du tissu fibreux et par une couche épaisse de fibres musculaires lisses annulaires, en dehors de laquelle on observe le tissu conjonctif lâche dont il a été question et qui renferme, çà et là, de petits groupes de vésicules adipeuses. Ces trois couches : muqueuse, squeletto-musculaire et conjonctive sont les seules qui constituent la bronche à son entrée dans le poumon. Le revêtement externe d'épithélium pavimenteux unistratifié qui lui est fourni par le sac aérien interclaviculaire dans sa

partie extra-pulmonaire, fait défaut dès qu'elle aborde le poumon.

Vestibule. — Le vestibule ne diffère de la bronche que par son diamètre et par la disposition des cartilages qui sont représentés ici seulement par des pièces semi-lunaires, siégeant entre les orifices des entobronches, dans l'éperon formé par ces dernières. Ces lames cartilagineuses sont les derniers représentants de ce tissu dans le poumon des Oiseaux et ne se retrouvent point au delà du vestibule. Comme les anneaux bronchiques, elles peuvent présenter sur leur surface une mince couche d'os (Poulet). En dehors de l'absence d'anneaux cartilagineux complets, le vestibule ne diffère que très peu de la bronche ; même tunique muqueuse avec épithélium cilié haut, même couche musculaire. Il y a lieu toutefois de signaler dans l'épaisseur du chorion muqueux de petits amas lymphoïdes en forme de nodules aplatis et plus ou moins discrets. En dehors de la tunique musculaire on observe chez les animaux adultes quelques petits groupes de vésicules adipeuses.

Bronches de la troisième catégorie. — Les différents conduits que nous rangeons dans ce groupe (mésobronche, origines des entobronches jusqu'à la terminaison du canal direct des sacs aériens correspondants canal direct du sac diaphragmatique postérieur et origine des bronches récurrentes) possèdent tous la même structure. Ils sont caractérisés par ce fait qu'ils n'émettent jamais sur leur parcours de fins canaux entrant dans la constitution du parenchyme pulmonaire et ne donnent naissance qu'à des parabronches. Ce ne sont donc point, à proprement parler, des voies respiratoires, puisque le parenchyme pulmonaire ne se développe point sur leurs parois, mais elles conduisent dans des bronches respiratoires qui, elles, naissent sur tout leur pourtour. En plus de ce caractère elles offrent une structure commune qui permet de les reconnaître aisément sur les coupes, elles possèdent toutes une tunique muqueuse comprenant un épithélium cilié analogue à celui des voies précédentes, des plis longitudinaux

peu saillants avec cellules à mucus, une couche musculaire lisse et en dehors de cette dernière une atmosphère de tissu conjonctif lâche qui les relie aux organes voisins et qui, plus ou moins développée suivant les connections anatomiques, peut enfermer des cellules adipeuses en petit nombre. Dans le chorion muqueux on observe fréquemment des nodules lymphoïdes qui paraissent de préférence disposés au pourtour des orifices parabronchiques percés dans la paroi de ces conduits. La présence d'un épithélium cilié est absolument caractéristique de toutes ces bronches, d'autant plus que cet épithélium ne se rencontre jamais à partir des conduits de la catégorie suivante quelle que soit leur grosseur. La présence des cils vibratiles semble donc caractériser exclusivement dans le poumon des Oiseaux la portion des voies aériennes destinées uniquement à la conduction de l'air et dont la paroi ne joue aucun rôle direct dans la respiration proprement dite. Ces conduits purement vecteurs de l'air peuvent d'ailleurs tirer leur origine plus ou moins directement de la trachée ou au contraire des sacs aériens comme on le voit pour les bronches récurrentes. Mais dans ce cas, il faut se rappeler que ces conduits sont toujours extrêmement courts et ne tardent pas à se transformer en parabronches. Il faut signaler aussi que dans les bronches récurrentes et particulièrement au niveau des sacs diaphragmatique postérieur et abdominal la couche musculaire s'épaissit fortement autour de l'orifice du sac en constituant une espèce de sphincter.

Hemiparabronches. — Ce terme récemment proposé par F. E. Schulze (1908) qualifie heureusement les bronches dont nous avons à parler maintenant et qui se distinguent par ce fait qu'elles émettent les voies directement affectées à la respiration comme le font les parabronches, mais que contrairement à ces dernières, elles n'engendrent du parenchyme respiratoire que sur une partie de leur pourtour, soit la moitié ou un peu davantage. Elles sont représentées dans le poumon des Oiseaux par la plus grande partie des entobronches et des

ectobronches (E_1 fig. XI), en un mot par les gros troncs superficiels qui viennent en contact immédiat avec la surface pulmonaire et qui ne donnent point de parenchyme dans toute la partie de leur surface où ce contact est trop immédiat pour laisser place à la production de ce parenchyme. Comme l'avait déjà fort bien vu CAMPANA (1875, p. 215 et suivantes), la paroi des hémiparabronches est parcourue par un réseau de petits plis saillants déterminant des alvéoles de grandeur différente. Ce réseau avait, il est vrai, été signalé antérieurement à CAMPANA, et sa nature principalement musculaire avait été bien montrée par EBERTH (1863), mais CAMPANA a mieux précisé les rapports de ces différentes alvéoles, il a montré que les plus grandes renfermaient l'origine des parabronches, tandis que les plus petites interposées aux précédentes et les séparant les unes des autres sur des intervalles de 1 mm. à 1 mm. 5, répondaient aux orifices du parenchyme pulmonaire.

Les hémiparabronches présentent donc en somme des conduits de diamètre variable dont une portion, contiguë à la surface pulmonaire est formée par une simple paroi mince et dont le reste présente à la fois des orifices parabronchiques et des orifices plus fins conduisant dans le parenchyme pulmonaire. La partie mince des hémiparabronches permet de voir aisément la structure originelle de ces conduits et les différences qu'elle présente avec les autres conduits précédemment décrits. Elle consiste uniquement en une muqueuse mince pourvue de fibres musculaires lisses disposées en un réticulum qui fait une saillie plus ou moins marquée dans la lumière des hémiparabronches. La muqueuse comprend un épithélium pavimenteux plat, bien différent de l'épithélium cilié qui a été décrit dans les précédents canaux. Le chorion est très mince, il ne renferme jamais de formations lymphoïdes mais il est parcouru par des fibres musculaires lisses qui se groupent en travées plus ou moins épaisses anastomosées en réseaux. Les travées les plus épaisses forment des mailles larges, bien saillantes dans la lumière, et parcourues elles-mêmes par un réticulum plus

délicat, formé par des travées d'épaisseur moindre. Toutes ces travées sont du reste revêtues par l'épithélium pavimenteux qu'elles repoussent au-devant d'elles, et l'ensemble forme, sur la coupe, des éperons plus ou moins saillants selon l'état du développement des parties, et qui sont reliés par des transitions insensibles avec les éperons très saillants qui séparent entre eux les vestibules sur la face opposée de l'hémiparabronche. Il est très remarquable que même sur la portion la plus mince de la paroi de l'hémiparabronche, qui semble à l'œil nu absolument lisse, on distingue aisément au microscope le réseau musculaire qui s'est disposé sur cette paroi, cependant dépourvue de parenchyme, exactement de la même façon que dans sa partie parenchymateuse. Cette sorte de tentative d'achèvement de la structure dans une partie qui cependant ne fonctionnera jamais s'observe non seulement pour les muscles, mais aussi pour le système vasculaire des hémiparabronches, et l'on voit sur les injections, dans la portion de leur paroi mince qui confine à celle dans laquelle le parenchyme se développe, de véritables nappes de capillaires sanguins, parallèles entre eux et tous au contact qui semblent être là en si grand nombre pour attendre les capillaires aériens qui ne sont point développés dans cette partie de la bronche. Cette disposition particulière des capillaires sanguins n'avait pas échappé aux anciens auteurs et Duvernoy la signale dans la seconde édition de l'anatomie comparée de Cuvier (t. VII, p. 151), G. Fischer l'a également représentée dans son travail (**1905**, Taf. I, fig. 10 et 11) : je l'ai observée très facilement sur des injections au nitrate d'argent faites par l'artère pulmonaire chez le Pigeon. La structure de la portion mince des hémiparabronches permet de comprendre la constitution typique de leurs parois propres, car c'est à peu près le seul point de ces conduits où cette paroi puisse s'observer à l'état d'isolement. Partout ailleurs elle est si bien interrompue par les innombrables orifices qui la criblent, tant ceux des parabronches que ceux des vestibules, qu'il est

impossible de la suivre sur une longueur suffisante pour s'en faire une bonne idée. Toutefois, au voisinage des orifices parabronchiques, on n'observe point immédiatement d'orifices vestibulaires et il existe toujours sur une longueur répondant au moins à toute l'épaisseur du prisme formé par le parenchyme autour de la parabronche, une surface où la paroi propre de l'hémiparabronche peut être suivie et en quelque sorte isolée. C'est là un caractère qui permet de distinguer facilement au point de vue histologique les hémiparabronches des parabronches elles-mêmes. En effet, ces dernières n'engendrent point sur leur pourtour de nouvelles parabronches mais seulement des tubes aériens plus fins, les vestibules qui, plus uniformément répartis, ne laissent pour ainsi dire point de portion imperforée dans la paroi de la parabronche qui se trouve réduite par là même à un simple réseau formé par le bord des lames séparant les vestibules les uns des autres. Il en résulte que l'on ne peut ainsi décrire aux parabronches de véritable paroi propre, cette paroi étant pour ainsi dire réduite à l'état d'une simple dentelle extrêmement délicate. Il était donc très important de bien préciser la nature histologique de la paroi propre des hémiparabronches et de voir les ressemblances et les différences qu'elle présente avec des conduits précédemment décrits. Nous avons vu que cette paroi est formée d'un épithélium plat ne présentant jamais de cils vibratiles ni de plis longitudinaux, contrairement à ce que l'on observe dans les premières voies aériennes. Campana avait déjà signalé les différences de la paroi de ces deux sortes de conduits et fait remarquer que la tunique muqueuse des bronches qui nous occupe est « différente de celle qui revêt la bronche trachéale, beaucoup plus mince, sèche, pâle et dépourvue des plis longitudinaux et onduleux, que nous avons signalés dans la muqueuse trachéo-bronchique ».

Parabronches. — Les parabronches se distinguent par une série de caractères macroscopiques et microscopiques. Tout d'abord leur calibre est à peu près uniforme pour une espèce

donnée et dans les points correspondants du poumon. Ce sont des tubes flexueux, plus fins d'une manière générale chez les Oiseaux bons voiliers, plus larges chez le Poulet, mais toujours d'un diamètre assez considérable, ce qui donne aux coupes du

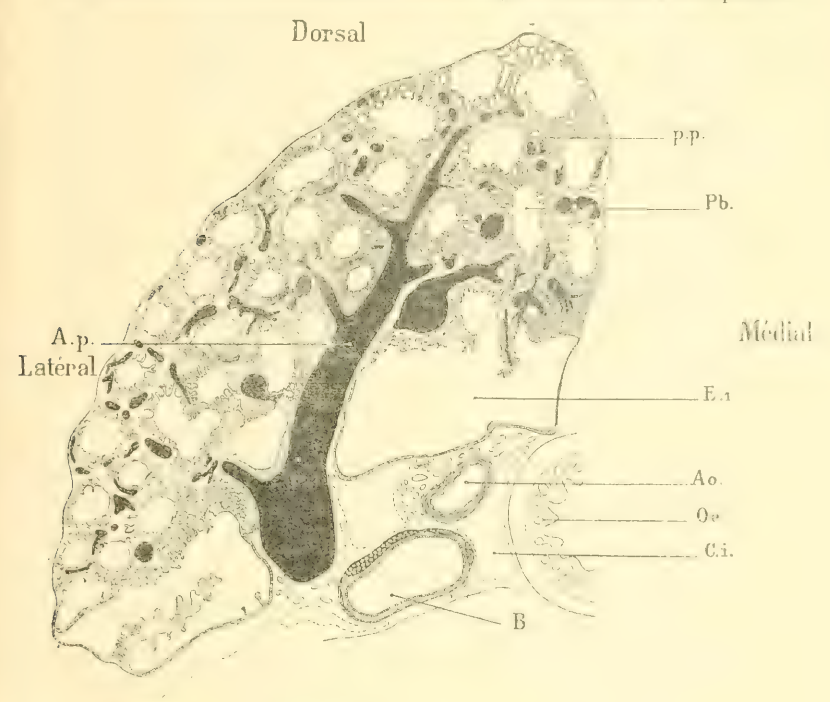


FIG. XI. — Coupe transversale dans un poumon de Serin, *Pyrrhula canaria*. Gr. = 1 × 15. — *Ao.*, aorte ; *Ap.*, artère pulmonaire ; *B.*, bronche extra-pulmonaire ; *C. i.*, canal interclaviculaire ; E_1, première entobronche ; *Oe*, œsophage ; *Pb.*, parabronche ; *p. p.*, parenchyme pulmonaire.

poumon cet aspect perforé si caractéristique (fig. XI). D'autre part, leur calibre reste toujours le même sur toute leur longueur et contrairement aux fines bronches des Mammifères, elles ne vont point en s'atténuant. De plus, elles ne donnent point naissance à des bronches plus fines, mais sont elles-mêmes les plus déliées de ces canaux et tout ce qui s'ouvre dans les parabronches appartient au parenchyme pulmonaire ; de là, résulte une opposition très nette entre elles et les hémipa-

rabronches, parce que leur lumière ne conduit que dans une seule sorte de voies aériennes, les vestibules, tandis que dans les hémiparabronches on trouve à la fois les vestibules et les orifices des parabronches. Une autre conséquence de cette disposition, c'est que la paroi propre qui limite leur lumière et qui dans les bronches précédentes était anatomiquement isolable, n'est plus ici représentée que par le reticulum très fin, séparant les orifices vestibulaires les uns des autres et qui répond sur les coupes aux minces lames séparant les cavités vestibulaires voisines. Ces lames, constituées par l'épithélium et par le reste du mésenchyme qui sépare primitivement dans l'embryon les évaginations vestibulaires, se terminent dans la lumière de la mésobronche par un léger épaississement, dû principalement à la présence à ce niveau d'une travée musculaire lisse, reste de la couche musculaire continue observable dès le dixième jour chez l'embryon. Ces petits renflements des extrémités internes des lames intervestibulaires forment le reticulum qui a été décrit par maints auteurs à la surface interne des parabronches et dont nous avons parlé plus haut.

Les parabronches émettent de toutes parts des expansions radiées de leur lumière, dérivées des évaginations décrites à à propos de l'embryologie. Ces diverticules se distinguent par leur diamètre et par leur structure en deux catégories : 1° le vestibule ; 2° les capillaires aériens.

Les vestibules sont des conduits cylindriques courts, c'est-à-dire dont la longueur ne dépasse pas le tiers du rayon du parenchyme affecté à chaque parabronche. Leur diamètre est assez large et mesure : 0 mm. 10 à 0 mm. 14 chez le Poulet, 0 mm. 06 à 0 mm. 10 chez le Pigeon. La paroi de ces vestibules continue près de leur extrémité interne, se trouve au contraire perforée par les orifices de nombreux capillaires aériens dans leur partie externe. Elle est constituée par un épithélium aplati formé de cellules à grand axe transversal, c'est-à-dire perpendiculaire à celui du vestibule (fig. XII). En dehors de cet épithélium la paroi vestibulaire comprend

une membrane vitrée très mince et un riche réseau de capillaires sanguins qui çà et là se rassemblent pour former les troncs d'origine de la veine pulmonaire. Dans la portion la plus interne du vestibule la paroi intervestibulaire, plus épaisse, comprend, outre la travée musculaire dont il a été question, une lame connective qui occupe la place réservée aux vaisseaux dans les parties les plus externes du vestibule. Les vaisseaux sont en effet ici réduits à un seul capillaire large qui suit exactement le parcours des cloisons intervestibulaires et forme en s'anastomosant avec ses similaires un magnifique réseau vasculaire formé par un seul capillaire de grande taille et qui reproduit exactement le dessin des réticulum formés à la face interne de la parabronche.

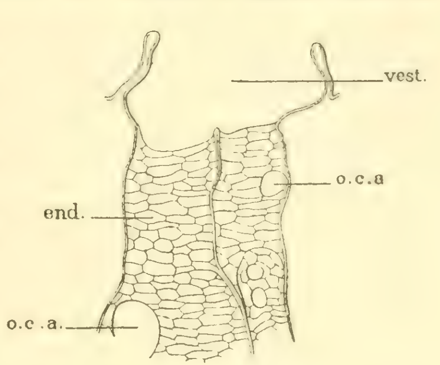


FIG. XII. — Endothélium des capillaires aériens chez le Pigeon *Columba livia dom.* (L), imprégnation au nitrate d'argent. Gr. = 1 × 320. — *end.*, endothélium ; *O. c. a.*, orifices des capillaires aériens, ; *vest.*, vestibule.

A partir du point où l'on voit apparaître dans la paroi des vestibules les orifices des capillaires aériens dont il a été parlé plus haut, le parenchyme pulmonaire prend une structure réticulée tout à fait caractéristique et à la place d'une surface respiratoire continue comme l'est celle de la partie interne des vestibules, on ne trouve plus qu'un véritable treillis de travées anastomosées et séparées les unes des autres par la lumière des capillaires aériens (fig. 11).

Les capillaires aériens naissent de toute la partie externe des vestibules aussi bien sur leur paroi que sur leur fond, du reste difficile à limiter exactement à cause de l'arrangement compliqué des capillaires aériens. Quoi qu'il en soit, on distingue toujours dans les points favorables un certain nombre de capillaires aériens qui s'ouvrent directement dans le vestibule dont

ils continuent la direction. Mais, contrairement aux vestibules qui sont séparés les uns des autres dans leur portion la plus interne, les capillaires aériens ne sont point isolés les uns des autres par des cloisons d'une certaine étendue : ils communiquent latéralement entre eux un grand nombre de fois ; par suite, les cloisons qui les séparent prennent elles-mêmes la forme de travées cylindriques minces ou, plus exactement, celles de mailles d'un réseau arrondi. à peu près toutes égales entre elles, si bien que l'ancien schéma de Rainey (1849), représentant le parenchyme pulmonaire sous la forme d'un réseau spongieux, est plus exact que celui de F. E. Schulze (1871), le figurant comme des tubes radiés subdivisés en tubes secondaires, mais tous terminés en cul-de-sac. Cette forme en cul-de-sac ramifié qui pourrait répondre à la structure du parenchyme pulmonaire d'un embryon presque à terme, n'est plus celle du poumon achevé qui, au contraire, ne présente plus qu'un réticulum de tubes communiquant tous entre eux et ne se terminant nulle part en cul-de-sac. Il y a deux manières bien différentes de se comporter pour les capillaires aériens. Tantôt ils se limitent strictement au territoire d'une seule parabronche, et anastomosés entre eux dans toute l'étendue de la colonne parenchymateuse qui accompagne chaque parabronche, ils ne sortent point de cette dernière. G. Fischer (1905) attribue ce type aux Oiseaux mauvais voiliers, tels que le Poulet. Dans ce cas les limites du parenchyme de chaque parabronche sont très nettement indiquées sur les coupes par une lame continue de tissu conjonctif (*l. p. b.* fig. 11) décrivant un polygone hexagonal autour de chaque parabronche. Çà et là aux angles de ce polygone, on observe un épaississement de tissu conjonctif renfermant côte à côte un rameau de l'artère et de la veine pulmonaires. Ces cloisons fibreuses interparabronchiques se voient très aisément sur les préparations traitées par les colorants spécifiques du tissu conjonctif (méthodes de Van Gieson et de Curtis).

Dans d'autres cas (Oiseaux bons voiliers, G. Fischer 1905,)

il s'établit des communications entre les capillaires aériens des parabronches voisines. Le tissu conjonctif interparabronchique est alors fort réduit et ne se rencontre plus qu'au voisinage des troncs vasculaires. Quoi qu'il en soit, la constitution fondamentale du parenchyme reste la même, il est partout formé de minces travées entre lesquelles l'air circule.

La constitution histologique de ces travées mérite d'attirer l'attention. Elles sont formées exclusivement par des vaisseaux sanguins et par l'épithélium qui les revêt. Peut-être existe-t-il entre les vaisseaux et l'épithélium une très mince lame amorphe de la nature des vitrées, cela est même infiniment probable, mais je n'ai pu m'en assurer. Dans les travées les plus fines, il existe un seul capillaire sanguin lequel peut avoir du reste des dimensions un peu différentes suivant qu'il est pris au milieu même du réseau capillaire, c'est-à-dire à égale distance de l'artère et de la veine, ou bien qu'il est plus rapproché de la veine et forme un de ses troncs d'origine. C'est à ces différences qu'il faut attribuer la légère inégalité des mailles du réseau et l'on conçoit que l'épaisseur des travées varie naturellement avec celle des vaisseaux qu'elles sont destinées à conduire. La question du revêtement épithélial ou mieux endothélial des travées, a été très discutée et cela se comprend parce que la forme même de la surface qu'il recouvre se prête mal à sa recherche.

La présence d'un endothélium dans le parenchyme pulmonaire, bien que rendue très vraisemblable par tout ce que l'on sait de la structure des autres poumons, ne pouvait pas cependant être regardée comme démontrée pour le poumon des Oiseaux, ainsi que l'affirmait Oppel (p. 328, 1905). Les anciens auteurs, comme Rainey (1849), l'avaient nié. Eberth (1863) considérait que les travées du parenchyme étaient nues ou recouvertes seulement par places de cellules plates, et plus tard F. E. Schulze (1871) parlait seulement d'un endothélium *vraisemblablement présent*.

D'autres auteurs, il est vrai, Williams (1859), Schröder

Van der Kolk (1860), avaient de bonne heure admis la présence d'un endothélium, mais sans en donner la démonstration. Elenz E. (1864) chercha par des injections au nitrate d'argent à mettre cet épithélium en évidence et put le démontrer sur les parois perforées des parabronches et sur l'embouchure des canaux qui en partent, mais il ne put pas le retrouver sur les voies aériennes les plus fines, et l'on comprend dès lors l'opinion de Max Baer qui en 1896 admettait que les capillaires sanguins étaient nus dans le parenchyme pulmonaire. Oppel (1905) admettait, comme il a été dit, la présence de cet épithélium sans que la démonstration en ait été faite et il n'a pas cherché lui-même à la donner. G. Fischer (1905) admet aussi cet épithélium sans en donner des figures ni indiquer qu'il ait fait des recherches spéciales pour le mettre en évidence.

Je me suis efforcé de rechercher l'épithélium des fines voies aériennes à l'aide des injections de nitrate d'argent, poussées par la trachée suivant le procédé indiqué dans les méthodes générales, et aussi à l'aide d'injections de la même substance poussées par l'artère pulmonaire, espérant ainsi imprégner l'endothélium des plus fins capillaires aériens. Comme il fallait s'y attendre, les injections ne réussissent pas toujours avec le même succès ; mais en combinant les résultats obtenus après les deux procédés différents (injections par la trachée ou par l'artère pulmonaire), on arrive sans peine à démontrer partout la présence de l'endothélium. Les injections poussées par la trachée remplissent rarement tout le parenchyme d'une parabronche et s'arrêtent le plus souvent un peu au delà des vestibules, ce qui explique les résultats obtenus par Elenz E. (1864). Ces injections décèlent la présence sur la paroi interne des vestibules d'une couche de cellules épithéliales plates en forme de losanges allongés, dont le grand axe est perpendiculaire à celui du vestibule (fig. xii). Ces cellules s'observent facilement jusque sur le commencement des capillaires aériens, mais faute de la pénétration plus profonde de l'injection,

elles ne peuvent être suivies à la surface de ces derniers. Les injections faites par l'artère pulmonaire viennent alors à l'appui des premières et montrent à la surface des capillaires aériens un revêtement continu de petites cellules endothéliales polyédriques irrégulières de forme et de dimensions, à cause de la différence de forme des surfaces qu'elles ont à recouvrir surfaces qui sont tantôt cylindriques sur les travées, tantôt à contours irréguliers à l'anastomose des travées. La figure XIII représente ces cellules dans le parenchyme pulmonaire du Pigeon. Leur forme polygonale, leur diamètre peu considérable, leur position très superficielle sur les travées montrent indubitablement qu'elles appartiennent bien à l'épithélium de revêtement de ces dernières. Un autre fait est encore en faveur de cette opinion, c'est que le plus souvent leurs bords coupent perpendiculairement l'axe de la travée qu'elles revêtent, par suite celui du vaisseau qui occupe cette travée, et qu'une semblable disposition ne s'observe jamais sur l'endothélium des capillaires sanguins dont les cellules sont allongées dans le sens du vaisseau et se terminent vers leurs extrémités par des pointes effilées dont les bords sont tout au plus obliques à l'axe du vaisseau lui-même. On ne voit pas sur ces préparations l'endothélium des capillaires sanguins et il ne faut point s'en étonner, car, étant donnée la brièveté des capillaires entre les anastomoses qui les réunissent, il est à peu près impossible de trouver une étendue suffisante de ces derniers pour que le dessin endothélial de leurs parois soit reconnaissable. Il se peut aussi que, dans ces capillaires, la paroi ne soit point divisée en cellules endothéliales, et à ce sujet on peut remarquer que les lames capillaires parallèles observées dans la paroi dépour-

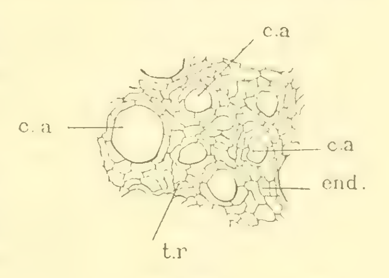


Fig. XIII. — Endothélium de revêtement des travées chez le Pigeon, *Columba livia dom* (L.). Imprégnation au nitrate d'argent. Gr. = 1 × 320. — *c. a.*, capillaires aériens ; *end.*, endothélium ; *tr.*, travée.

vue de parenchyme des hémiparabronches ne montrent point de divisions endothéliales.

Il faut revenir encore sur la constitution du réseau formé par les capillaires aériens pour réfuter certaines opinions émises sur sa fine structure. Rainey (1849), le premier, a bien compris la nature du parenchyme lorsqu'il le représente sous la forme d'un réseau continu à mailles sensiblement égales, mais il a eu le tort, me semble-t-il, de désigner ces mailles par le nom de « cellules aériennes ». Le mot « cellule » indique toujours une cavité et de plus, lorsqu'il s'agit du poumon, il a été pris souvent dans le sens d'« alvéole »; c'est-à-dire une petite niche creusée dans une paroi quelconque et ouverte d'un seul côté. Or jamais on ne rencontre rien de pareil chez les Oiseaux ; jamais il n'y a d'alvéole à proprement parler, parce qu'il n'y a jamais de surface pulmonaire, en entendant par surface une étendue de quelque importance formant une paroi plane ou légèrement courbe, mais en somme appartenant à un plan déterminé. Tout le parenchyme pulmonaire des Oiseaux est disposé en travées, c'est-à-dire en minces cylindres anastomosés entre eux, formant un réseau à travers lequel l'air circule, enveloppant de toute part chaque travée qui se trouve totalement plongée dans le fluide respiratoire. C'est pourquoi la figure de Rainey, toute imparfaite et schématique qu'elle soit, représente d'une façon plus exacte le parenchyme pulmonaire que celle de F. E. Schulze (1871). Dans cette dernière, en effet, on voit encore, bien que d'une manière moins marquée que chez les Mammifères, les canalicules aériens partis des vestibules se terminer par des extrémités closes et présenter sur leur surface des bosselures rappelant un peu les alvéoles. Toute la différence entre le poumon des Oiseaux et celui des Mammifères semblerait alors résider en ce fait que les infundibula, au lieu d'être appendus à une grappe de bronchioles seraient tout simplement concentrés tout autour de la lumière de chaque parabronche. Rien dans cette figure ne met en lumière les communications si

fréquentes et si multiples des capillaires aériens, pas plus qu'il n'est question dans l'article de SCHULZE des grandes communications si répétées entre les rameaux bronchiques plus grossiers. L'idée de retrouver des alvéoles dans le parenchyme pulmonaire des Oiseaux était tellement arrêtée qu'on la rencontre encore dans un travail récent de SUPINO (1899). Il faut absolument renoncer à cette manière de voir, comme le montrera encore avec plus d'évidence l'étude des capillaires de l'hématose dont la disposition est tout à fait différente de celle des mêmes vaisseaux, là où il existe vraiment des alvéoles. Les figures de G. FISCHER (1905) permettent du reste de bien saisir la disposition fondamentale du parenchyme et elles ne représentent jamais d'alvéoles, mais simplement un réseau continu, à mailles égales, s'étendant dans tout le domaine d'une parabronche ou même passant dans celui d'une parabronche voisine. L'irrégularité des travées de ce réseau n'est troublée que çà et là par la présence de vaisseaux artériels ou veineux représentant les terminaisons des artères ou les origines des veines pulmonaires, et qui déterminent par leur présence l'apparition de travées plus volumineuses contrastant avec les fins réticulum voisins.

CAPILLAIRES SANGUINS. — L'injection du poumon par une masse de gélatine est difficile à réussir pour plusieurs raisons. D'abord la friabilité des capillaires est très grande et par suite la masse s'épanche souvent dans les capillaires aériens. Ensuite, le poumon des Oiseaux est toujours très gorgé de sang, même après la saignée préalable recommandée plus haut, et les globules qui occupent les vaisseaux s'opposent souvent au passage de l'injection en même temps qu'ils favorisent les ruptures. Il est donc difficile d'obtenir de bonnes préparations, d'autant plus que la rétraction de la masse de gélatine causée par le durcissement à l'alcool qui suit l'injection déforme les capillaires et rend plus difficile l'interprétation des figures. On peut cependant arriver à suivre la distribution des vaisseaux sanguins et voir qu'elle calque rigoureusement,

comme l'a déjà montré G. Fischer (**1905**), dans ses figures, la distribution des travées interposées aux capillaires aériens. Chaque travée est en effet parcourue par un vaisseau capillaire unique dans la plupart des cas, double peut-être dans les travée un peu plus grosses, et ce capillaire est entouré de tous côtés par l'air qui circule dans les capillaires aériens ; réseau sanguin et réseau aérien sont étroitement entrelacés et enchevêtrés l'un dans l'autre. Max Baer (**1896**) a déjà insisté sur cette différence entre le réseau de l'hématose chez les Oiseaux et les Mammifères. Il a fait remarquer que les capillaires sanguins, qu'il croyait à tort nus, sont entourés un à un et de tous côtés par le fluide aérien, tandis que dans la plus grande partie des alvéoles pulmonaires et sauf dans les endroits où deux alvéoles accolées n'ont qu'un seul réseau capillaire commun, l'air ne baigne qu'un côté des capillaires. Mais il faut insister davantage encore sur l'opposition qui existe entre les deux structures, car la forme réticulée du réseau capillaire des Oiseaux et sa disposition en un réticulum continu dans les trois directions de l'espace et plongé dans l'air qui entoure individuellement chacune de ses mailles, est absolument caractéristique des Oiseaux et d'eux seuls. Partout ailleurs le réseau respiratoire est disposé en surface, sous la forme de mailles arrondies extrêmement régulières, étalées sur un seul plan et abordées par l'air d'un seul côté. Ici au contraire le réseau n'est plus disposé en surface mais en profondeur et se développe dans les trois directions de l'espace avec les mêmes caractères, toujours en contact de toutes parts avec l'air qui le pénètre de tous les côtés. Naturellement aussi ce réseau reproduit la forme des mailles dans lesquelles il circule ; il est donc plus régulier dans la partie externe des parabronches, plus irrégulier au contraire autour des vestibules qu'il entoure de mailles allongées transversalement à peu près de la même façon que les cellules épithéliales qui les revêtent. Ce réseau vasculaire a été plus exactement figuré par Schulze (**1871**) que le parenchyme lui-même et sa figure pourrait encore servir si elle n'était

accolée à celle du parenchyme à laquelle elle n'est certainement pas superposable ce qui la rend à peu près incompréhensible, ou plutôt ce qui ne permet point de voir sur elle les caractères distinctifs dont nous avons longuement parlé.

On a signalé à différentes reprises chez les Mammifères des pores alvéolaires qui, criblant la paroi des alvéoles, la transforment en un treillis de capillaires anastomosés et les travaux récents de Marchand (1911) montrent que ces trous sont des formations normales chez les Mammifères. Il semble donc, dans ce cas, que le réseau vasculaire de l'hématose est disposé comme chez les Oiseaux en un véritable treillis dont les fils sont entourés par l'air de toute part ; mais cette disposition grillagée ne doit pas faire perdre de vue la différence capitale qui existe entre les poumons dans les deux classes. En effet le treillis vasculaire du poumon des Mammifères est toujours disposé dans un seul plan, celui de la paroi alvéolaire dans laquelle il a été secondairement produit par résorption de certaines parties de cette paroi, tandis que chez les Oiseaux, ce treillis s'étend dans les trois directions de l'espace en remplissant toute l'étendue comprise entre les vestibules et les limites extrêmes de chaque territoire parabronchique.

La disposition particulière du réseau vasculaire chez les Oiseaux paraît en rapport avec la perméabilité à l'air de cet organe dans tous les sens, c'est-à-dire avec ce fait que l'air peut arriver au poumon aussi bien par son hile (trachée) que par sa périphérie (bronches récurrentes). La communication des circuits intrapulmonaires de Campana et la disposition que nous avons signalée des bronches récurrentes montrent la possibilité de cette double pénétration de l'air par les voies aériennes principales. Il n'est pas douteux qu'elle peut se faire aussi bien dans l'étendue des capillaires aériens, et que l'un d'entre eux peut recevoir de l'air tantôt par le vestibule auquel il est directement rattaché, tantôt par sa partie profonde en relation avec les autres capillaires d'une parabronche voisine dans le cas des Oiseaux bons voiliers.

CHAPITRE VI

ANATOMIE COMPARÉE

On manque presque totalement de données sur l'anatomie comparée du poumon.

Les auteurs qui ont étudié l'appareil respiratoire ont signalé à diverses reprises les différences que présentent les sacs aériens dans les différentes espèces. On trouve déjà à cet égard des renseignements importants dans le travail de NATALIS GUILLOT (**1846**) et il existe dans la thèse de ROCHÉ (**1891**) des données encore plus nombreuses que nous pourrons utiliser en partie, notamment pour ce qui regarde les rapports des sacs diaphragmatiques avec la face ventrale du poumon, rapports qui varient dans de grandes limites et dont les variations sont étroitement liées à la structure pulmonaire. Mais sur la structure proprement dite du poumon, on ne trouve pas dans la bibliographie des renseignements permettant d'établir une étude comparative. Parmi les auteurs qui ont étudié cette structure, deux des meilleurs, SAPPEY (**1847**) et CAMPANA (**1875**), se sont limités strictement à une seule espèce. G. FISCHER (**1905**) a examiné, il est vrai, un assez grand nombre d'espèces et a représenté les moulages des poumons de vingt-neuf espèces d'Oiseaux, mais l'abondance de ses figures ne doit pas faire illusion sur la valeur des résultats qu'il a obtenus et qui est assez peu considérable. En effet, les moulages qu'il représente et qui ont été obtenus pour la plupart à l'aide de la photoxyline sont, quand on les examine d'un peu près, très défectueux ; beaucoup sont criblés de vacuoles qui défigurent le dessin des bronches superficielles, d'autres montrent une confluence de la masse à injection de plusieurs bronches voisines, enfin la plupart de ses figures se rapportent à la face costale du poumon qui au point de vue de la structure est la

moins importante parce qu'elle ne donne point naissance aux sacs aériens dont le mode d'insertion sur le poumon varie beaucoup et constitue l'un des traits les plus importants de la structure comparée de cet organe. D'autre part sur les trois figures de la face ventrale du poumon représentées par G. Fischer, les orifices des sacs aériens ne sont point indiqués, si bien que toutes ses figures ne peuvent servir qu'à représenter la disposition des bronches dorsales et leurs principales ramifications superficielles.

L'anatomie comparée des poumons des Oiseaux se heurte à un certain nombre de difficultés que les données antérieures sur la technique nécessitée par leur étude font suffisamment ressortir. Il faut absolument employer des moulages métalliques et des injections à l'alcool distendant l'appareil aérien. Or ces procédés sont coûteux et difficiles à appliquer, dans les espèces de très grande taille à cause des frais qu'elles entraînent, sur les espèces de très petite taille parce que les dissections sont très difficiles à cause de la délicatesse des parties ou que, après les injections métalliques, il est impossible de séparer les poumons des sacs aériens attachés à leur face ventrale. Aussi ne peut-on étudier cette face qui est pourtant, comme on le verra, celle dont la constitution varie le plus par le mode de distribution des sacs qui s'y attachent. Pour cette raison les résultats que je vais indiquer maintenant se rapportent seulement à un nombre limité d'espèces et n'ont aucunement la prétention de constituer une étude comparative du poumon des Oiseaux. Ils sont destinés simplement à montrer un certain nombre de dispositions particulières, faisant bien ressortir quelques-unes des différences susceptibles d'être présentées par le poumon et indiquant très nettement que la structure du poumon du Poulet n'est point du tout le type unique de cet organe, mais que ce dernier peut présenter des formes assez différentes dans le détail tout en conservant les caractères fondamentaux qui font de ce poumon un organe si spécial dans la série pulmonaire.

Forme du poumon. — Nous avons déjà signalé (p. 231) les variations que pouvait présenter la pente craniale dans son développement et son inclinaison et nous faisions remarquer à ce propos comment cette pente, faiblement inclinée et bien développée chez le Poulet adulte, était par contre très inclinée et très courte chez le Poulet à l'éclosion et chez certaines espèces. Ces variations sont nécessairement en rapport avec la forme générale du poumon qui peut se rapprocher soit d'un triangle dont le sommet serait représenté par l'extrémité craniale, les côtés par le bord latéral et par la face médiale, la base par le bord caudal, soit d'un parallélipipède rectangle court. J'ai essayé d'indiquer ces variations de forme en établissant d'après mes moulages métalliques les rapports de la longueur à la largeur maxima du poumon. Il est à remarquer tout d'abord que ce rapport est toujours supérieur à 1, c'est-à-dire que le poumon est toujours plus long que large, et ce rapport varie beaucoup soit dans le développement individuel à ses différentes périodes, soit à l'état adulte dans les différentes espèces.

Chez le petit Poulet à l'éclosion (fig. 12 *a*), la pente craniale est très courte, le poumon est par ce fait coupé carrément à son sommet. Plus tard la pente craniale s'allonge et le poumon prend sa forme définitive (fig. 14 *a*). Ainsi le rapport de la longueur à la largeur est de 1,11 à l'éclosion — 1,13 chez le Poulet de deux jours — 1,50 à quinze jours — 1,60 chez un jeune adulte, tandis que chez les individus âgés il atteint 1,83. Comme on le voit, l'augmentation est considérable puisqu'elle dépasse le 7/20 de la longueur totale. Si maintenant on examine l'adulte des différentes espèces étudiées, on trouve des poumons courts, de forme plus ou moins quadrilatérale comme celui du Poulet nouveau né, par exemple ceux de la Chevêche *Noctua minor* (Briss) 1,19, du Geai *Garrulus glandarius* (L.) 1,25, de la Mouette rieuse *Larus ridibundus* (L.), du Goéland *L. fuscus* (L.) et *L. argentatus* (L.) 1,23 à 1,25, du Traquet-Motteux *Saxicola œnanthe* (L.) 1,27, du Martinet *Cypselus apus* (L.) 1,37, de la

Perruche à collier *Palaeornis torquata* 1,45, du Bruant *Emberiza cirius* (L.) 1,45. Viennent ensuite les poumons ayant à peu près les mêmes proportions que dans le Poulet jeune adulte ; ce sont le Verdier *Ligurinus chloris* (L.) 1,52, le Moineau *Passer domesticus* (L.) 1,61, le Pigeon *Columba livia dom.* (L.) 1,61, la Gallinule *Gallinula chloropus* (L.) 1,72. Le Canard se distingue par un allongement de son poumon tout à fait remarquable. Son indice dépasse de beaucoup les plus grands observés jusqu'ici : il est de 2,10 chez le Canard domestique. Le Canard sauvage *Anas boschas* (L) a, il est vrai, un poumon beaucoup plus court, 1,84. La Sarcelle *Querquedula angustirostris* (Menet), a un indice intermédiaire entre les deux précédents et qui est de 1,91.

Bronches. — La disposition des bronches chez les différents Oiseaux qui nous avons observés, rappelle dans ses traits principaux celle qui a été décrite chez le Poulet. La face ventrale est toujours pourvue de gros troncs entobronchiques au nombre de quatre, la surface dorsale présente des ectobronches au nombre de six environ et qui se distinguent plus ou moins nettement suivant la différence qu'il y a entre leur calibre et celui de leurs rameaux immédiats. Plus ces derniers sont fins, plus les ectobronches contrastent avec eux par leur taille et sont facilement distinguées.

Dans les poumons du type court, comme dans le Geai, la Chevêche, les ectobronches caudales l'emportent en diamètre sur les craniales. C'est le contraire pour les types allongés, comme le Canard où les ectobronches craniales sont très fortes.

Il serait avantageux pour les descriptions comparatives de pouvoir donner un nom propre à chacune des grosses bronches pulmonaires, entobronches et ectobronches. G. Fischer (1905) a fait dans ce sens une tentative qui aurait pu être heureuse, mais qui ne peut pas être suivie comme nous l'avons fait remarquer p. 259. Il est en effet impossible d'admettre la nomenclature proposée par cet auteur puisqu'elle repose sur une détermination inexacte des rapports des sacs interclaviculaire et

diaphragmatique antérieur avec l'arbre bronchique, et que le procédé choisi pour dénommer les bronches n'est pas applicable au point de vue comparatif parce qu'un même sac, le sac interclaviculaire en particulier, ne se rattache pas toujours à la même entobronche et peut naître chez le Canard, par exemple, sur la première ; tandis qu'il se rattache plus habituellement à la troisième. C'est pourquoi nous avons cru devoir garder la nomenclature exposée au début (p. 254) et qui a l'avantage de ne pas donner le même nom à des formations différentes.

Rapports de la face ventrale avec les sacs aériens.

La face ventrale du poumon et les orifices des sacs aériens que l'on y observe sont un des points les plus variables de la structure du poumon, tant par le nombre et par la position des orifices des sacs, que par l'étendue de chacun de ces derniers en rapport avec cette face pulmonaire.

J'ai représenté schématiquement dans les figures XIV à XVIII la face ventrale des poumons de différents oiseaux qui peuvent être pris comme types. L'étendue de chaque sac en rapport avec la face ventrale du poumon est limitée sur cette dernière par des contours pleins et l'on voit à la première inspection combien cette étendue varie dans les différents cas. Le sac le plus cranial est le sac cervical, les autres le suivent régulièrement et sont en allant d'avant en arrière, le sac interclaviculaire, les sacs diaphragmatiques antérieur et postérieur, enfin le sac abdominal. Dans le territoire réservé à chaque sac sur la face ventrale du poumon se voient ses orifices direct et récurrents tantôt bien séparés tantôt rapprochés les uns des autres.

D'après mes recherches, portant sur vingt-quatre espèces appartenant à sept ordres différents, on peut distinguer tout d'abord deux types principaux, suivant que le sac interclaviculaire naît sur la troisième entobronche par un tronc qui lui est

commun avec le sac diaphragmatique antérieur, ou bien qu'il prend son origine d'une manière indépendante, sur la première entobronche.

Type I. — Ce type est caractérisé par la communication du sac diaphragmatique antérieur et du sac interclaviculaire, communication qui résulte de la naissance du sac interclaviculaire sur la troisième entobronche par un canal commun avec le sac diaphragmatique antérieur. Cette disposition du sac interclaviculaire, qui s'observe dans le plus grand nombre des cas (dix-neuf espèces sur vingt-deux) est celle qui a été décrite précédemment chez le Poulet. La structure présentée par cet animal constitue un type moyen auquel il est facile de ramener les autres par le défaut ou l'absence d'un orifice ou par le dédoublement d'un autre orifice.

A **Type moyen.** — Ce type caractérisé par la présence de sept orifices a été observé dans des espèces appartenant à des groupes très différents : *Gallus domesticus* (L.), *Perdix rubra* (Brisson), *Coturnix communis* (Bonnaterre) Galliformes. *Gallinula chloropus* (L.) Gruiforme, *Noctua minor* (Briss.) *Strix flammea* (L.) Coraciiformes.

Chez le Poulet les orifices des sacs aériens sont au nombre de sept comme l'avait déjà montré Campana (**1875**). Mais les données de cet auteur ont été, comme nous l'avons dit, absolument oubliées, car on ne décrit en général que cinq orifices. Roché admet comme typique le nombre cinq « bien que ce nombre cinq, dit-il, ne soit pas absolument constant et puisse être dépassé, un réservoir ayant quelquefois deux orifices pulmonaires » (**1891**, p. 25). Pour ma part, j'ai toujours trouvé six orifices chez les Oiseaux qui en ont le moins, et j'en ai constamment rencontré sept chez le Poulet, où ils sont disposés de la manière suivante : (fig. xiv et fig. 14 *a*).

1° un orifice cervical, orifice direct du sac cervical *O. c.*, inséré sur le rameau cranial de la première entobronche. Cet orifice est unique pour le territoire pulmonaire occupé par le sac cervical ;

2° deux orifices pour le sac interclaviculaire. L'orifice direct

est placé en dedans de la bronche extra-pulmonaire et répond à l'ouverture du canal interclaviculaire né sur la troisième entobronche. L'orifice récurrent *R. i.* est placé sur le bord latéral, immédiatement en avant de la cloison qui sépare le sac interclaviculaire du sac diaphragmatique antérieur. C'est un orifice polybronchique simple, comme l'indique Campana : il a été bien figuré par la plupart des auteurs ;

3° deux orifices pour le sac diaphragmatique antérieur. L'orifice direct *O. d. a.* qui naît sur la troisième entobronche, est placé en dedans de la bronche externe au voisinage de la veine pulmonaire. Cet orifice est toujours signalé par les auteurs. L'orifice récurrent *R. d. a.* est placé sur le bord latéral, immédiatement en arrière de la cloison séparant le sac diaphragmatique antérieur du sac interclaviculaire et à peu de distance de l'orifice récurrent de ce dernier. Cet orifice est aussi polybronchique simple. Il n'a pas été aperçu par Roché (1891, p. 25) qui l'a sans doute confondu avec celui du sac interclaviculaire ;

4° l'orifice du sac diaphragmatique postérieur. Il est très développé et placé sur le bord latéral du poumon au voisinage de son extrémité caudale. Elliptique comme on l'a vu, il donne accès dans un grand nombre de bronches: l'une d'entre elles, plus volumineuse, est formée par le gros tronc latéral *C. d. p.* né sur la mésobronche et qui continue l'orifice direct de ce sac *O. d. p.* Les autres *R. d. p.* plus petits, l'entourent de toute part et appartiennent aux bronches récurrentes. Cet orifice, du type polybronchique, est polybronchique mixte, contrairement à ce que croyait Campana, puisqu'il est en rapport évident avec une voie directe d'accès de l'air;

5° l'orifice du sac abdominal. Il est très développé et appartient au groupe des polybronchiques mixtes. Il reçoit la terminaison de la mésobronche comme canal direct *O. ab.* et émet autour de lui un certain nombre de bronches récurrentes *R. ab.*

Les sacs aériens présentent d'autre part avec la face ventrale les rapports suivants (fig. XIV).

Toute la pente craniale n'est en rapport qu'avec deux sacs : le cervical et l'interclaviculaire. Le sac cervical répond à l'extrémité craniale du poumon et à la partie médiale de la pente

FIG. XIV. — Schéma montrant les rapports des sacs aériens et de leurs orifices avec la face ventrale du poumon chez le Poulet. Gr. = 1 × 1, 5. — *B*, bronche extra-pulmonaire ; *O. d. p.*, canal direct du sac diaphragmatique postérieur ; *C. i.*, canal du sac interclaviculaire ; E_1, E_2, E_3, E_4, première, deuxième, troisième et quatrième entobronches ; *Mes*, mésobronche ; *O. ab.*, orifice direct du sac abdominal ; *O. c.*, orifice direct du sac cervical ; *O. d. a.*, orifice direct du sac diaphragmatique antérieur ; *C. d. p.*, orifice direct du sac diaphragmatique postérieur ; *R. ab.*, orifices récurrents du sac abdominal ; *R. d. a.*, orifice récurrent du sac diaphragmatique antérieur ; *R. d. p.*, orifices récurrents du sac diphragmatique postérieur ; *R. i.*, orifice récurrent du sac interclaviculaire.

craniale. Il s'étend aussi un peu en arrière sur la partie médiale de la pente caudale comme on l'a vu plus haut. Le sac interclaviculaire occupe la moitié latérale de la pente craniale en dehors du sac cervical. Il est limité en arrière par la lame résultant de l'accolement de sa paroi caudale avec la paroi craniale

du sac diaphragmatique antérieur, lame qui s'insère sur la crête séparant les deux pentes du poumon. Le sac diaphragmatique antérieur est en rapport avec la plus grande partie de la pente caudale qu'il recouvre sur toute son étendue, sauf un petit espace situé du côté médial et qui est occupé par le prolongement caudal du sac cervical, et un petit espace triangulaire situé vers l'extrémité caudale et à l'extrémité latérale de cette pente : cet espace est occupé par le sac diaphragmatique postérieur. Cette grande extension du sac diaphragmatique antérieur est très particulière et ne se présente avec de telles proportions chez aucun des animaux que nous avons étudiés, sauf chez la Perdrix rouge *Perdix rubra* (Brisson) et la Caille *Coturnix communis* (Bonnaterre). Roché a signalé (**1891**, p. 69) le grand développement des sacs diaphragmatiques antérieurs chez certains Gallinacés (Faisan), mais, d'après le même auteur, il est d'autres Gallinacés où les deux sacs diaphragmatiques sont moins différents l'un de l'autre, et où le sac diaphragmatique postérieur couvre aussi une certaine partie de la pente caudale. J'ai observé le même fait sur certaines espèces appartenant au type moyen, par exemple chez la Gallinule *Gallinula chloropus* (L.), la Chevêche *Noctua minor* (Briss.), l'Effraye *Strix flammea* (L.) où les deux sacs diaphragmatiques se partagent presque également le revêtement de la pente caudale (fig. 16). Le sac abdominal n'est, à proprement parler, pas en rapport avec la face ventrale dont il est séparé par une arcade saillante suivant le bord caudal de cette face. Il n'est en rapport qu'avec le bord caudal et seulement dans la partie de ce dernier qui confine avec le territoire du sac diaphragmatique postérieur.

B. **Type réduit.** — Ce type, que nous avons rencontré chez des Animaux appartenant à des ordres différents : Charadriiformes (Pigeon), Cuculiformes (Perruches) est caractérisé par l'absence de bronches récurrentes dans le sac interclaviculaire. A côté de ce fait essentiel, la description plus détaillée du Pigeon permet de bien caractériser ce type (fig. xv, et 17, 18, 20 *a*).

Les orifices des sacs aériens présentent la disposition suivante :

1° l'orifice du sac cervical, unique, n'offre rien de spécial ;

2° l'orifice du sac interclaviculaire est unique : il est représenté par l'orifice du canal interclaviculaire *C. i.* analogue à celui du Poulet, et né comme chez ce dernier sur le conduit direct du sac diaphragmatique antérieur près de son insertion sur la troisième entobronche. Cet orifice est placé en dedans de la bronche extra-pulmonaire. Il n'y a pas d'orifice récurrent ;

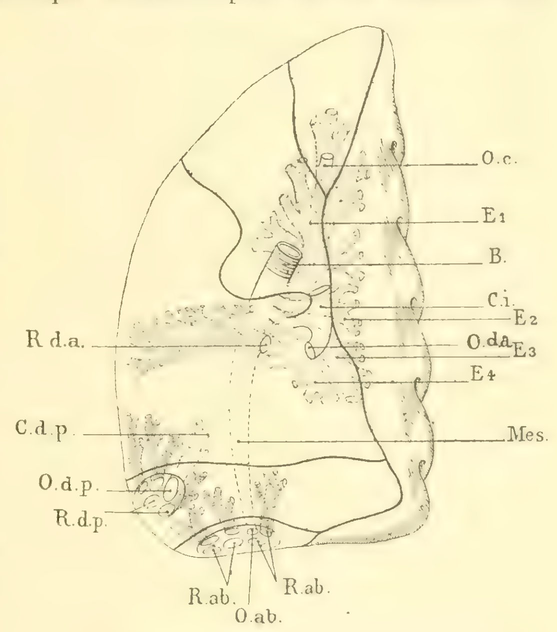


Fig. XV. — Schéma montrant les rapports des sacs aériens et de leurs orifices avec la face ventrale du poumon chez le Pigeon *Columba livia dom* (L.) Gr.$=1\times 2{,}5$. — *B.*, bronche extra-pulmonaire ; *C.d.p.*, canal direct du sac diaphragmatique postérieur ; *C.i.*, canal du sac interclaviculaire ; E_1, E_2, E, E_4, première, deuxième, troisième et quatrième entobronches ; *Mes.*, mésobronche ; *O.ab.*, orifice direct du sac abdominal ; *O.c.*, orifice direct du sac cervical ; *O.d.p.*, orifice direct du sac diaphragmatique postérieur ; *R.ab.*, orifices récurrents du sac abdominal ; *R.d.a.*, orifice récurrent du sac diaphragmatique antérieur ; *R.d.p.*, orifices récurrents du sac diaphragmatique postérieur.

3° le sac diaphragmatique antérieur examiné sur le frais, paraît posséder un seul orifice, placé en dedans de la bronche extra-pulmonaire et répondant à l'orifice figuré par Vogt et Yung (**1894**, fig. 36, p. 815). Mais en examinant d'un peu près cet orifice on voit que le cercle qui l'entoure n'est en quelque sorte qu'un cadre commun pour deux trous parfaitement distincts dont l'un placé sur le prolongement du conduit direct est situé du côté médial *O. d. a.* tandis que l'autre, placé latéralement, conduit dans une bronche transversale se dirigeant

vers le côté latéral, parallèlement au rameau transverse de la quatrième entobronche, et qui ne tarde pas à se ramifier en parabronches (*R. d.a*, fig. XV). Placée immédiatement sous le diaphragme ornithique cette bronche n'est point saillante sur les pièces simplement fixées à l'alcool, mais sur les moulages métalliques elle fait saillie à la face ventrale du diaphragme qu'elle repousse au-devant d'elle et son mode de distribution, aussi bien que sa diminution de calibre à partir de son origine, indiquent clairement que c'est une bronche récurrente (voir en particulier fig. 17). Nous trouverons du reste une bronche récurrente de même forme, mais plus étroitement dépendante du canal direct du sac diaphragmatique antérieur chez le Canard. Les moulages : figures 17, 18, 20 *a* représentent assez nettement cette disposition pour en permettre une étude plus complète. Dans la figure 17, cette bronche est encore réunie au moulage du sac diaphragmatique antérieur qui a été enlevé en partie à la scie. Dans la figure XV, les deux orifices direct et récurrent sont un peu trop écartés l'un de l'autre ; je n'ai pas pu les représenter autrement, pour la clarté du dessin, s'il m'avait été possible d'indiquer sur un semblable schéma les reliefs, je les aurais placés tous les deux aux extrémités du diamètre d'un cercle légèrement déprimé représentant l'orifice unique décrit par les auteurs ;

4° l'orifice du sac diaphragmatique postérieur est voisin du bord caudal du poumon dont il est cependant un peu moins rapproché que chez le Poulet, à cause de la plus grande étendue du sac diaphragmatique postérieur en rapport avec la face ventrale du poumon ; il appartient au type polybronchique mixte. Son canal direct *C. d. p.*, né sur la mésobronche, s'élargit distalement comme on peut s'en rendre compte sur certains moulages où ce canal étant très superficiel, il est aisé d'en suivre le trajet ;

5° l'orifice du sac abdominal est un orifice polybronchique mixte il ne présente rien de spécial. Les bronches récurrentes du sac abdominal *R. ab*, sont très faciles à suivre sur les moulages. La figure 20 *b* en particulier le montre venant du

bord caudal du poumon pour s'étaler et s'anastomoser sur la face dorsale avec les circuits latéro-caudaux.

Le territoire des sacs en rapport avec la face ventrale offre une disposition intermédiaire entre celle du Poulet et celle du Canard, en ce sens que le sac diaphragmatique antérieur occupe une plus grande étendue de la pente caudale que chez le Canard, mais recouvre moins complètement cette face que chez la Poule : le sac diaphragmatique postérieur s'étale sur le tiers caudal de la face ventrale dans toute son étendue transversale, comme le montrent encore certains moulages (fig. 18) où la crête transversale qui divise en deux la pente caudale répond à la cloison séparatrice des deux sacs diaphragmatiques.

La Perruche à collier *Palaeornis torquata* et la Perruche ondulée *Melopsittacus undulatus* (Shaw.) présentent la même structure (fig. 21 *a*, 22 *a*).

C. **Type augmenté**. — Il y a plus de sept orifices. Dans ce cas, observé chez onze espèces et par conséquent dans la moitié de celles que j'ai étudiées, l'augmentation du nombre des orifices est variable et nous distinguerons deux cas.

a La structure ne diffère de celle observée chez le Poulet que parce que le sac diaphragmatique postérieur occupe une grande partie de la face ventrale du poumon en arrière de la traché (fig. XVI), et que l'orifice (polybronchique mixte) qu'il présente chez le Poulet est ici dédoublé en deux orifices distincts, l'un pour le canal direct placé plus médialement, l'autre pour les bronches récurrentes qui sont situées tout à fait latéralement, empiétant même sur la face dorsale du poumon. Cette disposition a été rencontrée chez le Geai *Garrulus glandarius* (L.), le Moineau, *Passer domesticus* (Brisson), le Bruant *Emberiza cirius* (L.) le Verdier *Ligurinus chloris* (L.), le Pinson *Fringilla caelebs* (L.) le Traquet-Motteux, *Saxicola œnanthe* (L.) (Passeriformes) le Martinet *Cypselus apus* (L.) (Coraciiforme), la Cresserelle *Falco tinunculus* (L.) (Falconiforme). Nous donnerons pour ce cas la description du Geai. Les orifices des sacs aériens présentent

chez cet oiseau la disposition suivante : (fig. XVI et 23 *a*).

1° l'orifice cervical *O.c.* est unique et ne présente rien de spécial ;

2° le sac interclaviculaire possède deux orifices très nets. L'orifice direct est à l'extrémité du canal interclaviculaire *C. i.* qui rattache ce sac à la troisième entobronche. Cet orifice est placé sur le bord interne de la bronche extra-pulmonaire. L'autre, récurrent, *R. i.*, polybronchique simple, est placé sur le bord latéral du poumon, immédiatement en avant de la cloison qui sépare le sac diaphragmatique antérieur du sac interclaviculaire ;

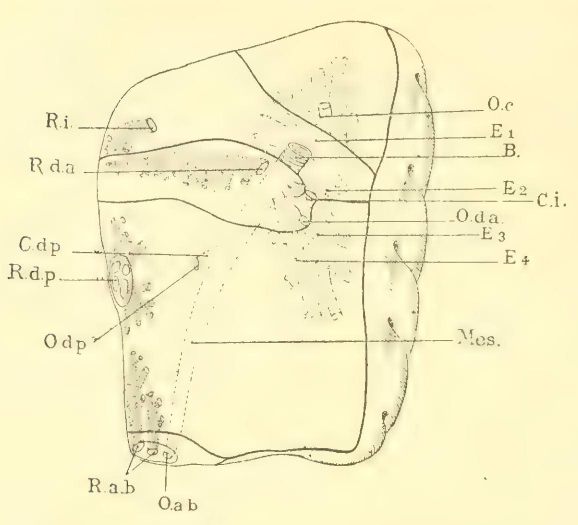


Fig. XVI. — Schéma montrant le rapport des sacs aériens et de leurs orifices avec la face ventrale du poumon chez le Geai, *Garrulus glandarius* (L.) Gr.=1 × 2,5. — *B.*, bronche extrapulmonaire ; *C.d.p.*, canal direct du sac diaphragmatique postérieur ; *C. i.* canal du sac interclaviculaire ; E_1, E_2, E_3, E_4, première, deuxième, troisième et quatrième entobronches ; *Mes.*, mésobronche ; *O.ab.*, orifice direct du sac abdominal ; *O.c.*, orifice direct du sac cervical. *O.d.a.*, orifice direct du sac diaphragmatique antérieur ; *O.d.p.*, orifice direct du sac diaphragmatique postérieur ; *R.ab.*, orifices récurrents du sac abdominal ; *R.d.a.*, orifice récurrent du sac diaphragmatique antérieur ; *R.d.p.*, orifices récurrents du sac diaphragmatique postérieur ; *R.i.*, orifice récurrent du sac interclaviculaire.

3° le sac diaphragmatique antérieur possède lui aussi deux orifices, l'un direct, rattaché à la troisième entobronche et situé comme toujours en dedans de la bronche extra-pulmonaire, *O. d. a.* ; l'autre, récurrent *R. d. a*, situé en dehors de cette bronche, donne accès dans une grosse bronche transversale placée sous le diaphragme ornithique et qui émet, surtout du côté caudal, une série de parabronches entrant dans la constitution du réseau de la pente caudale. Cette bronche répond indubitablement à celle décrite chez le Canard et le Pi-

geon. Mais elle a pris d'une manière beaucoup plus frappante le type récurrent. Son orifice est du type monobronchique simple ;

4° le sac diaphragmatique postérieur contrairement à ce qui a été vu jusqu'ici possède deux orifices : un orifice direct *O. d. p.* monobronchique simple et un orifice récurrent polybronchique simple. Le premier est formé par le canal direct *C. d. p.* né sur la mésobronche comme chez les autres Oiseaux. Mais ce canal au lieu de se prolonger sous la forme d'un long tube évasé à son sommet venant s'ouvrir au voisinage des bronches récurrentes, est court, également calibré sur tout son trajet, et s'ouvre à la surface ventrale, très peu en dehors d'une ligne verticale menée par le milieu du poumon, et à une grande distance de l'orifice des bronches récurrentes lequel est toujours placé sur le bord latéral même du poumon. Cet orifice des bronches récurrentes *R. d. p.* appartient au type poylbronchique simple. Sur les moulages métalliques il est remplacé par un gros conduit large et court, rattaché au sac diaphragmatique postérieur, et d'où l'on voit s'échapper un bouquet de bronches récurrentes passant en partie sur la face dorsale. Cette disposition qui n'est plus apparente sur la figure 23 *b*, le moulage ayant été brisé en ce point, est au contraire très nette sur les moulages de Verdier (fig. 26), de Traquet-Motteux (fig. 27), de Martinet (fig. 28) ;

5° l'orifice du sac abdominal est polybronchique mixte. Les bronches récurrentes *R. ab.* s'étalent sur la partie caudale du poumon et l'une d'elle plus volumineuse, très nettement indiquée sur la figure 23 *a*, suit le bord latéral jusqu'au point d'insertion des bronches récurrentes du sac diaphragmatique postérieur. Cette disposition se voit aussi très bien sur les figures 24, 26, 27, 28.

Le poumon du Geai est un des moins allongés que nous avons rencontrés et présente de ce fait certaines particularités qui le distinguent aisément de ceux qui ont été étudiés jusqu'ici.

Les territoires des sacs qui s'étalent sur la face ventrale sont en effet assez particuliers.

Le sac cervical occupe toujours le sommet de la face ventrale. Par suite du racourcissement de la pente craniale les rapports du sac interclaviculaire avec cette dernière sont un peu différents de ce qu'ils étaient chez la Poule et chez le Pigeon. Il occupe seulement une bande transversale étroite de cette pente, entre le bord latéral et le bord médial. Le sac diaphragmatique antérieur est également très étroit et ne s'étend que sur le quart antérieur de la pente caudale du poumon. Roché (**1891**, p. 75) a déjà signalé chez les Passereaux cette inégalité des sacs diaphragmatiques antérieurs et postérieurs et la prépondérance de ces derniers. Le sac diaphragmatique postérieur occupe en effet la presque totalité de la pente caudale. Cette disposition s'observe aisément sur les moulages des poumons et des sacs aériens du Moineau, du Verdier, du Traquet-Motteux et du Martinet .

b. Dans un autre type observé seulement dans le genre *Larus* (Charadriiformes) (fig. XVII et 29 *a* et *b*), le nombre des orifices monte à neuf par l'apparition d'un sac aérien nouveau, qui n'a point été signalé jusqu'ici, le *sac cervical latéral* qui naît un peu en dehors du sac cervical typique, par un orifice direct rattaché au rameau latéral de la première entobronche. Mais l'apparition de ce sac n'est pas l'unique différence qui sépare ces Oiseaux de ceux du groupe précédemment décrit. La distribution des orifices des sacs diaphragmatiques présente aussi des différences importantes. Le sac diaphragmatique antérieur, plus développé que dans les Passereaux et qui couvre à peu près la moitié de la pente caudale, présente ici trois orifices : un orifice direct *O. d. a.* rattaché au canal du sac interclaviculaire et deux orifices récurrents distincts *R. d. a* : l'un est placé à peu près au milieu de la face ventrale un peu en dehors de la bronche extra-pulmonaire, caudalement à l'orifice récurrent du sac interclaviculaire, l'autre est placé tout à fait latéralement, empiétant en partie sur la face dorsale.

D'autre part le sac diaphragmatique postérieur moins développé que chez les Passereaux, et qui recouvre seulement à

peine la moitié de la pente caudale, n'a plus ses orifices direct et récurrent séparés comme dans le type précédent. Ces orifices sont au contraire réunis en un seul orifice polybronchique mixte comme c'est le cas pour la Poule, le Pigeon et le Canard. Cette réunion de deux sortes d'orifices du sac diaphragmatique postérieur compense le dédoublement de la

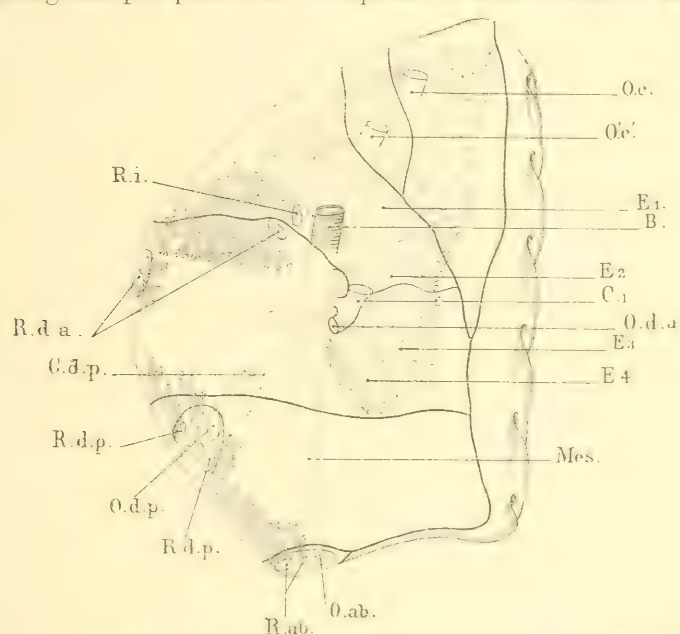


Fig. XVII. — Schéma montrant les rapports des sacs aériens et de leurs orifices avec la face ventrale du poumon chez la Mouette rieuse. *Larus ridibundus* (L.) Gr. = 1 × 2. *B.*, bronche extra-pulmonaire ; *C.d.p.*, canal direct du sac diaphragmatique postérieur ; *C.i.*, canal du sac interclaviculaire ; E_1, E_2, E_3, E_4, première, deuxième, troisième et quatrième entobronches ; *Mes.*, mésobronche ; *O.ab.*, orifice direct du sac abdominal ; *O.c.*, orifice direct du sac cervical ; *O'.c'.*, orifice direct du sac cervical latéral ; *O.d.a.*, orifice direct du sac diaphragmatique antérieur ; *O.d.p.*, orifice direct du sac diaphragmatique postérieur ; *R.ab.*, orifices récurrents du sac abdominal ; *R.d.a.*, orifices récurrents du sac diaphragmatique antérieur ; *R.d.a.*, orifices récurrents du sac diaphragmatique postérieur ; *R.i.*, orifice récurrent du sac interclaviculaire.

bronche récurrente du sac diaphragmatique antérieur observé dans le type précédent *a* et fait qu'en définitive il n'y a que neuf orifices, le nouvel orifice étant dû au sac cervical supplémentaire. Ces dispositions ont été observées chez la Mouette rieuse *Larus ridibundus* (L.), chez le Goéland argenté *Larus argentatus* (Brünn) et chez *L. fuscus* (L.).

Type ii. — Le second type diffère du premier en ce que le sac interclaviculaire naît par un conduit propre sur la première entobronche et ne communique jamais avec le diaphragmatique antérieur. Ce type est réalisé avec de légères modifications spécifiques, chez le Canard *Anas boschas* (L.), l'Oie *Anser*

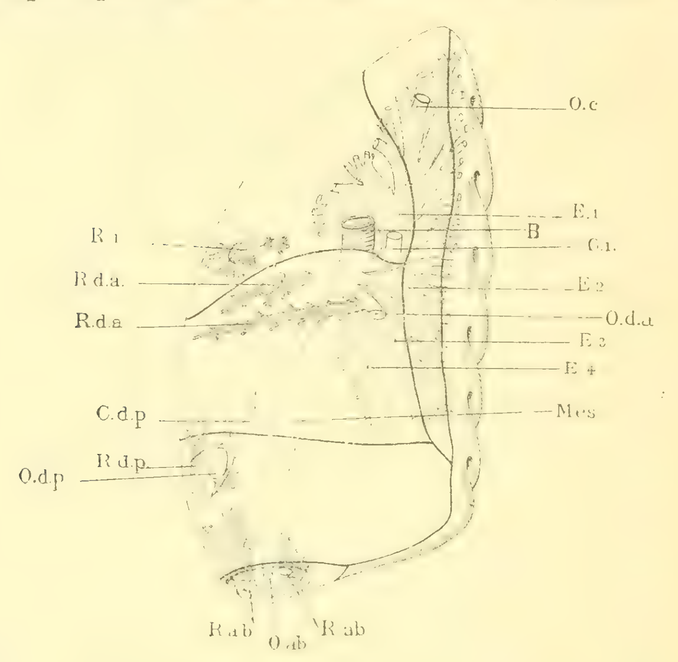


Fig. XVIII. — Schéma montrant les rapports des sacs aériens et de leurs orifices avec la face ventrale du poumon chez le Canard *Anas boschas* (L.) = 1 × 0,8. — *B.*, bronche extrapulmonaire ; *C.d.p.*, canal direct du sac diaphragmatique postérieur ; *C.i.*, orifice du sac interclaviculaire ; E_1, E_2, E_3, E_4, première, deuxième, troisième et quatrième entobronches ; *Mes.*, mésobronche ; *O.ab.*, orifice direct du sac abdominal ; *O.c.*, orifice direct du sac cervical ; *O.d.a.*, orifice direct du sac diaphragmatique antérieur ; *O.d.p.*, orifice direct du sac diaphragmatique postérieur ; *R.ab.*, orifices récurrents du sac abdominal ; *R.d.a.*, orifices récurrents et bronche récurrentes du sac diaphragmatique antérieur ; *R.d.p.*, orifices récurrents du sac diaphragmatique postérieur ; *R.i.*, orifices récurrents du sac interclaviculaire.

domesticus (L.) et la Sarcelle *Querquedula angustirostris* (Menet). Il y a chez ces animaux sept orifices qui sont répartis de la manière suivante : 1° un orifice direct pour le sac cervical ; 2° un orifice direct et un orifice récurrent pour le sac interclaviculaire ; 3° un orifice direct et un orifice récurrent parfois dédoublé en deux orifices voisins l'un et l'autre, pour le

diaphragmatique antérieur ; 4° un orifice unique, polybronchique mixte pour le diaphragm·tique postérieur et de mêmpour le sac abdominal.

Nous ajouterons quelques détails pour le Canard domestique.

Les orifices des sacs aériens très faciles à observer se présentent de la façon suivante (fig. XVIII).

1° L'orifice du sac cervical est placé comme chez le Poulet, sur le gros tronc cranial de la première entobronche, mais à cause de l'allongement général de la pente craniale du poumon, il est situé très en avant, de plus le sac cervical se prolonge fortement en arrière le long du bord médial de la face ventrale du poumon.

2° les orifices du sac interclaviculaire sont au nombre de deux. L'orifice direct *C. i.* naît comme je le disais plus haut, sur la première entobronche au voisinage de son insertion sur le vestibule et très près de la bronche extra-pulmonaire. Cet orifice n'a pas été vu par SAPPEY. L'orifice récurrent *R. i.*, polybronchique simple, est situé comme chez la Poule, sur le bord latéral de la face ventrale du poumon immédiatement en avant de la cloison séparant le sac interclaviculaire du sac diaphragmatique antérieur ;

3° le sac diaphragmatique antérieur offre des orifices assez mal décrits jusqu'ici et qui méritent d'attirer l'attention. L'orifice direct *O. d. a* est formé par un tube naissant sur la troisième entobronche à son origine, et qui se dirige ventralement pour venir s'épanouir à la surface ventrale du poumon en formant le sac lui-même. Avant d'atteindre cette surface il émet vers le bord latéral une grosse bronche, placée immédiatement sous le diaphragme ornithique, et qui se ramifie abondamment dans le parenchyme pulmonaire. Comment doit-on envisager cette bronche ? Faut-il la considérer comme une bronche ordinaire ou comme une bronche récurrente ? Bien que je n'aie pas suivi son développement, il me semble qu'il faut la rattacher à ce groupe de bronches, parce qu'elle naît du canal direct du sac, c'est-à-dire du sac lui-même et rentre par suite dans la

définition que j'ai donnée des bronches récurrentes. D'autre part, il semble bien qu'au point de vue physiologique cette bronche soit plutôt disposée pour recevoir l'air revenant du sac que l'air y allant. Sa position à angle droit sur le canal direct du sac fait que l'air arrivant de la trachée se dirige plus facilement dans le sac que dans cette bronche, tandis que, lors du retour de l'air, elle se trouve plus directement placée sur son trajet. Enfin, une troisième raison tend à nous faire considérer cette bronche comme une récurrente, c'est que chez le Pigeon, le Geai, les Passereaux, la bronche récurrente du même sac a exactement la même disposition que cette bronche transversale du Canard, bien qu'elle naisse un peu plus latéralement qu'elle.

L'orifice direct du sac diaphragmatique antérieur est placé sur la face ventrale du poumon immédiatement en arrière de cette bronche transversale. C'est le seul qui ait été représenté par SAPPEY ; mais il existe un ou deux orifices de bronches récurrentes dans le territoire du sac diaphragmatique antérieur. Ces deux orifices *R. d. a.* placés un peu en arrière de la cloison qui sépare ce sac de l'interclaviculaire, appartiennent au type polybronchique simple et donnent naissance à des bronches récurrentes du sac diaphragmatique antérieur ;

4° l'orifice du sac diaphragmatique postérieur, placé sur le bord latéral de la pente caudale du poumon, est vaste, moins rapproché de l'orifice abdominal que dans le Poulet. Cette position est due à la plus grande extension du sac diaphragmatique postérieur qui occupe la moitié de la pente caudale. L'orifice du sac, placé derrière le bord cranial du sac diaphragmatique postérieur est, à cause de cela, situé plus près du milieu de la pente caudale. C'est un orifice polybronchique mixte renfermant un grand nombre de bronches, dont la directe se reconnaît d'emblée à son aspect infundibuliforme, son plus grand diamètre étant tourné vers son extrémité distale. L'extrémité élargie de cette bronche directe est placée immédiatement au-dessous du diaphragme ornithique à tra-

vers lequel on la distingue aisément ainsi que les nombreuses parabronches qui criblent sa paroi. Elle est entourée de bronches récurrentes nombreuses, mais il est bien évident que vu sa forme conique, les nombreuses parabronches qui débouchent au voisinage de son ouverture doivent aussi remplir le rôle de récurrentes, l'air de retour du sac tendant plutôt à gagner le poumon par ces parabronches qu'à revenir dans la mésobronche et dans la trachée par l'extrémité proximale rétrécie du conduit direct.

5° l'orifice du sac abdominal est un orifice ovale, bien développé, du type polybronchique mixte. Sa bronche directe est formée par l'extrémité de la mésobronche qui s'effile graduellement en arrivant jusqu'à lui et qui est entourée de bronches récurrentes nombreuses *R. ab.*, dont l'une, plus volumineuse que les autres, forme un gros tronc dirigé d'arrière en avant sur la face dorsale du poumon. On peut la suivre aisément pendant un certain temps en lui voyant émettre des ramifications qui se perdent dans le réseau bronchique de cette région. Cette bronche que l'on peut reconnaître sur le moulage figure 31, a été également représentée par G. Fischer dans la figure 5, Taf. IV (**1905**) du moulage d'*Anas crecca* (L.) mais l'auteur n'a pas su en saisir exactement la nature.

La distribution des sacs aériens par rapport à la face ventrale du poumon est à peu près la même que chez le Poulet, sauf pour ce qui regarde les sacs diaphragmatiques qui se partagent à peu près également l'étendue de la pente caudale, comme je l'ai indiqué précédemment et pour l'allongement dans le sens caudal du sac cervical.

Si maintenant on jette un regard d'ensemble sur les dispositions présentées par les différentes espèces, on voit d'abord pour ce qui regarde le type I, que les différences anatomiques ne coïncident point du tout exactement avec les ordres, puisque des animaux du même ordre offrent des dispositions tout à fait différentes ; ainsi les genres *Columba* (L.) et

Larus (L.) qui appartiennent tous les deux aux Charadrii-formes présentent l'un le type I réduit (*Columba*) avec six orifices, l'autre au contraire (*Larus*) le type I augmenté avec neuf orifices. De même parmi les Coraciiformes deux genres appartenant à l'ancien groupe des Rapaces nocturnes *Strix* et *Noctua* nous présentent le type I moyen (sept orifices) tandis que *Cypselus* offre le type I augmenté (huit orifices). Enfin, on trouve avec la même disposition des espèces de deux ordres différents. Le type I moyen comprend des Galliformes, un Gruiforme et des Coraciiformes. — Le type I réduit comprend à la fois un Charadriiforme (*Colomba*) et des Cuculiformes (*Palaeornis*). Au contraire tous les Passériformes que nous avons observés et qui appartiennent à trois familles, celle des Corvidés (*Garrulus*), des Turdidés (*Saxicola*), des Fringillidés (*Emberiza*, *Passer*, etc.), présentent tous le même type à huit orifices, auquel appartient aussi un Falconiforme, *Falco tinunculus* (L.).

Pour le type II, nous ne l'avons rencontré que dans le groupe des Ansériformes qui présente comme on le sait des caractères très primitifs. Il se peut donc que ce type représente la forme initiale dans laquelle les sacs aériens naîtraient tous indépendamment les uns des autres, chacun sur une ento-bronche propre et nous regrettons de n'avoir pu nous procurer d'autres types primitifs pour voir s'il en est bien ainsi.

Comparaison de la structure du poumon des Oiseaux avec la structure de celui des autres Amniotes.

Une comparaison détaillée du poumon des Oiseaux et des autres Amniotes demanderait des études personnelles sur le poumon des Reptiles qui me font défaut. On ne peut en effet utiliser dans ce but les schémas de poumons de Reptiles qui ont été donnés par divers auteurs entre autres par Milani et par Miller ; mais si je manque de données personnelles pour la solution complète du problème, je puis cependant

faire ressortir certains points d'anatomie microscopique qui indiquent une différence profonde entre le poumon des Oiseaux et celui des autres Animaux.

La comparaison du poumon des Oiseaux avec celui des Mammifères montre qu'il y a entre eux des divergences considérables. Sans doute, comme on l'a dit à propos de l'embryologie, on retrouve dans l'insertion des premières bronches sur la bronche souche, la disposition linéaire que l'on rencontre aussi chez les Mammifères, seulement au lieu des quatre lignes placées sur les parois externe, interne, antérieure et postérieure de la bronche souche que l'on observe chez les Mammifères, il n'existe ici que deux rangées, l'une à trajet spiroïde, pour les entobronches et les ectobronches, l'autre plus rectiligne pour le groupe des bronches secondaires latérales de Campana. Il est en outre assez facile tout en tenant compte des différences de situation chez les Oiseaux, superficielle, profonde chez les Mammifères, de retrouver dans les ectobronches un groupe épartériel, dorsal à l'artère pulmonaire, et dans les entobronches le pendant du groupe hypartériel prédominant des Mammifères. Cette comparaison a été faite : elle est rapportée par G. Fischer (1905, p. 20 et 21) qui fait remarquer que les bronches dorsales sont plus irrégulières et plus variables dans les différentes espèces que les ventrales, comme l'a déjà indiqué Narath (1892) pour celles des Mammifères. Mais toutes ces comparaisons n'ont pas une portée bien grande.

En réalité le poumon des Oiseaux est construit sur un tout autre modèle que celui des Mammifères et on peut ajouter que celui de tous les pulmonés. Il dérive évidemment d'une ébauche strictement homologue à celle du poumon des autres Amniotes. Il se développe également pendant les premiers jours suivant un modèle qui ne diffère point fondamentalement de celui de ces derniers, mais à partir du moment où les bronches récurrentes des sacs aériens apparaissent et où les parabronches s'anastomosent entre elles, il prend un type tout à fait spécial

qui s'éloigne de plus en plus de la forme originelle commune et qui ne peut plus être comparé aux autres types dérivés de cette dernière sans forcer extrêmement les rapports indiqués. Les sacs aériens correspondent véritablement à une partie de l'arbre trachéo-bronchique, et la découverte des bronches récurrentes confirme absolument cette comparaison, en montrant que les sacs aériens se comportent absolument comme les bronches, puisqu'ils rentrent à nouveau dans le poumon, et comme les bronches vont s'anastomoser avec les bronches opposées. Il ne s'agit point là d'anastomoses latérales comme l'imaginait Miller (1893) pour les parabronches des Oiseaux, anastomoses latérales qu'il comparait aux perforations latérales qui peuvent s'établir entre les différentes loges du poumon de certains Reptiles par résorption d'une partie de leur paroi commune. Seules les anastomoses des capillaires aériens du parenchyme pulmonaire des Oiseaux seraient à la rigueur comparables à ces anastomoses latérales des Reptiles. Mais l'anastomose de conduits aériens, tels que les parabronches est tout autre chose, et constitue un caractère que l'on ne retrouve point ailleurs. Il ne faut pas oublier, en effet, que ces anastomoses entre les parabronches ne sont point des fusions latérales s'effectuant entre des culs-de-sac à leur terminaison et sur les points où il existerait un contact intime entre eux. Ce sont des anastomoses terminales qui se font entre les deux extrémités de deux parabronches, parties des faces opposées du poumon, et qui s'effectuent partout avec une régularité admirable, sans qu'il y ait le moindre changement de calibre entre les deux parabronches qui s'unissent entre elles et sans que l'on puisse trouver jamais une seule parabronche terminée en cul-de-sac, dans tout le parenchyme pulmonaire.

Cette disposition est évidemment en rapport avec la marche du courant aérien dans le poumon. Dans l'immense majorité des Amniotes autres que les Oiseaux, le courant qui apporte l'oxygène s'effectue toujours dans une seule direction, c'est-à-dire de la trachée vers la surface repsiratoire. Sans doute

il existe chez de nombreux Reptiles des diverticules du poumon, soustraits à la fonction de l'hématose et qui, constituant à cause de cela des réservoirs où l'air conserve son oxygène intact, peuvent distribuer ensuite cet air au parenchyme pulmonaire : mais il ne s'agit point ici encore d'une fonction bien régularisée et comportant une différenciation de l'appareil chargé d'assurer son mécanisme. Dans les Oiseaux la question est bien différente.

Les réservoirs aériens ne constituent pas simplement des diverticules capables d'accumuler l'oxygène qu'ils diffuseront ensuite d'une manière plus ou moins parfaite dans un milieu aérien appauvri, mais ces réservoirs aériens prennent des connexions secondaires avec le parenchyme pulmonaire ; ils se complètent par des voies de retour qui peuvent amener dans le poumon un courant d'air neuf, en l'y répartissant par des voies préformées admirablement disposées pour ce service, et qui conduisent dans la partie périphérique, et en quelque sorte terminale de l'arbre bronchique et non pas dans sa partie centrale, comme peuvent le faire les sacs des Reptiles. Le poumon se trouve donc parcouru par deux courants d'air pur, l'un qui vient de la trachée, l'autre qui vient des sacs : ces deux courants alternatifs étant toujours constitués par de l'air pur, il s'en suit que même dans le temps de l'expiration, le poumon fonctionne chez les Oiseaux comme dans l'inspiration la plus active et la plus favorable. Enfin, ce mouvement alternatif de l'air dans les circuits bronchiques, toujours continus, ne s'effectue point seulement pendant le temps où les mouvements respiratoires peuvent être régulièrement assurés par le jeu des cavités thoraco-abdominales, mais aussi pendant le vol, où il est produit par les mouvements alaires.

Comme on l'a fait remarquer plus haut, c'est à partir d'un certain moment du développement, et en réalité du dixième au treizième jour que ces propriétés spéciales du poumon des Oiseaux s'accusent et à partir de là, elles ne font que s'accentuer davantage, car elles portent plutôt sur la disposition du

parenchyme que sur les grandes voies d'accès de l'air. En effet, le parenchyme occupe une situation tout à fait spéciale. Au lieu d'être formé par les extrémités des culs-de-sac terminaux des ramifications bronchiques, elles-mêmes fort riches, il naît, avec une régularité admirable, de petits conduits radiés, les vestibules, qui criblent sans la moindre interruption la paroi des parabronches, en formant tout autour de chacune d'elles un revêtement continu et admirablement régulier, comparable à des poils grossiers insérés en rayonnant sur toute la surface d'un cylindre. Là, par conséquent, point de bronchioles de longueur variable, portant, comme les ramifications d'une grappe, les infundibula irréguliers et lobulés accommodant leur forme aux espaces laissés par leurs voisins, mais au contraire, un manchon de parenchyme formé par les capillaires aériens issus des vestibules et qui donne à tout l'ensemble une disposition qui avait frappé depuis longtemps les premiers observateurs.

Enfin, en dernière analyse et comme conséquence histologique de cette structure si particulière, il faut mentionner un fait unique dans la disposition de la surface respiratoire et qui contraste avec la structure de celle-ci, chez tous les autres Vertébrés quels qu'ils soient, aussi bien branchiés que pulmonés. Chez les Oiseaux, il n'y a plus une *surface* respiratoire, c'est-à-dire des étendues planes parcourues par un réseau vasculaire également plan, à mailles arrondies et parfaitement régulières, comme on l'observe aussi bien dans les lamelles branchiales que dans les alvéoles pulmonaires des Mammifères, mais au contraire un treillis formé par la substance propre du poumon, c'est-à-dire par des travées minces, recouvertes d'endothélium et contenant les capillaires sanguins entrelacés avec un treillis complémentaire de cavités aériennes. Aussi CAMPANA exprimait-il très bien les caractères essentiels de leur poumon lorsqu'il disait (1875, p. 222) : « chez les Oiseaux, les capillaires sanguins sont absolument environnés d'air et les capillaires pneumatiques sont de même partout environnés de sang ».

La structure macroscopique aussi bien que microscopique du

poumon des Oiseaux, est tout entière en corrélation avec le reste de l'organisation de ces animaux comme l'a déjà fait remarquer VIALLETON (1910, p. 431).

Les détails du fonctionnement des sacs ont pu prêter à des interprétations divergentes pour ce qui a trait au mécanisme du fonctionnement de ces sacs, et nous ne ferons que rappeler la théorie de l'antagonisme de certains groupes de sacs soutenue par SAPPEY et niée par SOUM. Il n'entre pas dans le cadre de nos recherches de prendre parti pour l'une ou l'autre de ces opinions, mais nous pouvons affirmer que la structure pulmonaire ne laisse absolument aucun doute sur le rôle des sacs et sur leur valeur, comme organes destinés à faire passer dans le poumon, l'air oxygéné qu'ils ont mis en réserve. Cet air a été en même temps échauffé et chargé de vapeur d'eau, comme l'a fait remarquer SOUM qui insiste sur l'espèce de suppléance que les sacs peuvent jouer, à ce dernier point de vue, vis-à-vis des glandes sudoripares.

Conclusions

La face ventrale du poumon des Oiseaux ne se comporte point, comme on l'admet implicitement, de la même manière dans toute son étendue ; elle peut être divisée par une crête transversale, passant à peu près par l'insertion de la bronche entra-pulmonaire en deux parties : une tournée vers la tête, la *pente craniale*, l'autre tournée vers la queue, la *pente caudale*. Cette dernière seule est en rapport avec le diaphragme ornithique uni aux faisceaux musculaires costaux qui ont été décrits depuis longtemps. Elle peut donc seule être considérée comme répondant à la portion du poumon soumise à l'action de ce diaphragme, et toutes les considérations physiologiques émises sur le rôle de ce dernier ne peuvent s'appliquer qu'à elle.

La bronche souche (mésobronche), qui traverse le poumon

dans toute sa longueur et s'ouvre en arrière dans le sac abdominal, émet des bronches secondaires qui peuvent être divisées en deux groupes :

Les *ectobronches* (Huxley) destinées à la face ventrale du poumon, les *entobronches* (Huxley) réservées à sa face dorsale. Ces bronches traversent perpendiculairement le poumon et, arrivées à la face qu'elles doivent occuper, se ramifient d'une manière pennée en bronches de troisième ordre, les *parabronches* (Huxley) qui conservent un même diamètre sur toute leur longueur. La première entobronche fournit les ramifications de toute la pente craniale, tant du côté latéral que du côté médial. La deuxième et la troisième entobronches donnent des rameaux principalement du côté médial. La quatrième entobronche est semi-pennée et s'étale seulement du côté latéral en fournissant la majeure partie des rameaux de la pente caudale.

Les ectobronches donnent aussi des rameaux dirigés vers le bord médial et des rameaux latéraux. De la face profonde des ectobronches et des entobronches, partent des parabronches qui se comportent comme les superficielles.

Les parabronches venues des entobronches vont s'anastomoser à plein canal avec celles des ectobronches, aussi bien à la surface que dans la profondeur du poumon et forment ainsi des circuits bronchiques, bien vus par Campana.

A cause du mode de ramification pennée des bronches, il y a deux sortes de circuits bronchiques :

1° Les circuits médiaux, formés par l'anastomose des parabronches venues des faces dorsale et ventrale du poumon et qui se dirigent du côté médial ; la ligne d'anastomose des parabronches qui forment ces circuits est très visible, elle est située sur la face médiale du poumon (face vertébrale) tout près du bord dorsal de cette face.

2° Les circuits latéraux. Les circuits latéraux sont formés par les parabronches qui se dirigent sur le bord latéral du poumon, mais ils présentent, au moins en partie, une plus grande

complexité que ceux du côté médial ce qui force à les subdiviser en deux groupes :

a. Les circuits latéraux craniaux qui sont formés par l'anastomose des parabronches venues des rameaux latéraux de la première entobronche et de la première ectobronche. Ces rameaux s'anastomosent suivant une ligne très nette, située sur la face dorsale du poumon parallèlement à son bord latéral et tout près de ce dernier. Ces circuits comme les circuits médiaux sont simples, parce que les parabronches qui les constituent ne présentant que de rares anastomoses transversales qui les réunissent entre elles gardent leur trajet parallèle et ne forment point un réseau compliqué, comme cela s'observe dans les circuits caudaux, où ces anastomoses sont très multipliées, et où la direction parallèle des parabronches situées dans leurs intervalles, fait place à une véritable disposition en mailles.

b. Circuits latéraux caudaux. Formés par les anastomoses des branches latérales des ectobronches et des entobronches, ces circuits sont énormément compliqués par l'intervention des bronches récurrentes qui se mêlent à eux et qui les transforment en un véritable labyrinthe de voies aériennes extrêmement embrouillé.

Les bronches récurrentes sont des bronches issues des sacs interclaviculaire, diaphragmatiques antérieur et postérieur et abdominal, qui rentrent dans le poumon où elles se divisent en donnant des parabronches qui s'anastomosent à plein canal avec celles des circuits latéraux caudaux. La distribution des bronches récurrentes a été donnée en détail pour chaque sac. Nous ferons remarquer ici seulement, ce caractère général et constant, qu'elles siègent toujours très près du bord latéral du poumon sinon sur ce bord lui-même, et que certaines ont une tendance à passer sur sa face dorsale, comme on le voit toujours pour les bronches récurrentes du sac abdominal, et dans certains cas (Passeriformes) pour les bronches récurrentes du sac diaphragmatique postérieur. Il faut remarquer aussi que,

sauf les bronches récurrentes du sac interclaviculaire, qui du reste peuvent manquer, toutes ces bronches appartiennent à la pente caudale et se trouvent en rapport étroit avec les muscles du diaphragme ornithique qui, quels que soient leurs autres effets, ont toujours celui de faciliter leur béance.

Le développement montre de bonne heure la tendance générale des grosses bronches à se diriger vers la périphérie, et dans les ébauches pulmonaires du sixième au huitième jour, toutes les ramifications bronchiques sont situées à la surface du poumon, dont le centre est occupé exclusivement par un mésenchyme abondant et la bronche souche.

Au huitième jour, les parabronches qui vont former les circuits médiaux, sont déjà rapprochées sur la face médiale et vont manifestement au-devant les unes des autres. En même temps les entobronches et les ectobronches qui leur ont donné naissance produisent par leur face profonde des bourgeons parabronchiques destinés à l'intérieur du poumon.

Le développement des bronches récurrentes des sacs aériens, s'effectue entre le huitième et le dixième jour, les détails en sont donnés dans le texte.

L'anastomose des parabronches qui va fermer les circuits pulmonaires, s'observe dès le treizième jour. Elle est précédée par une bifurcation en Y de l'extrémité de chaque parabronche, si bien que les parabronches d'un même circuit ne sont pas exactement dans le prolongement l'une de l'autre, mais alternent et sont réunies par un court segment oblique, de même diamètre et de même structure qu'elles-mêmes.

A partir du neuvième jour, autour de certaines parabronches, le mésenchyme se distribue en prismes limités par des bourgeons vasculaires pleins, formant un cadre polygonal ayant le même centre que la parabronche qu'il entoure. Cette disposition s'étend peu à peu à toutes les parabronches.

Un peu plus tard, le dixième jour, l'épithélium de chaque parabronche est entouré par une couche continue, très mince

de fibres musculaires lisses, puis à partir du treizième jour, cet épithélium pousse des culs-de-sac radiés qui végètent tout autour de la parabronche dans le prisme mésenchymateux qui l'entoure.

Vers le seizième jour, l'extrémité de ces culs-de-sac se bifurque et se prolonge par des culs-de-sac plus étroits, qui s'allongent jusque vers le cadre vasculaire limitant le prisme parabronchique, mais ne le dépassent pas. Cette bifurcation des culs-de-sac permet de leur distinguer deux parties : une partie proximale plus large, qui donne directement dans la lumière de la parabronche, c'est le vestibule : une partie périphérique formée de conduits plus fins, terminés en culs-de-sac et qui s'ouvrent dans le vestibule, ce sont les capillaires aériens. Vers la fin de l'incubation ces capillaires aériens forment un manchon serré tout autour de la lumière de la parabronche. Ils ne tardent pas à s'anastomoser entre eux, de manière à former un véritable labyrinthe aérien dans chaque parabronche. Je n'ai pu observer la formation de ces anastomoses qui doit être extrêmement rapide, elle n'existe pas encore à la fin du dix-neuvième jour et au vingt et unième elle est déjà aussi compliquée qu'elle l'est chez l'adulte.

Le développement du poumon des Oiseaux explique les différences essentielles qu'il offre par rapport à celui des Mammifères.

Les bronches ne se terminent jamais chez les Oiseaux en culs-de-sac, elles communiquent toutes entre elles, en formant des circuits qui peuvent être abordés par l'air pur, par l'une ou par l'autre de leurs extrémités, suivant que cet air viendra de la trachée ou des sacs aériens. Le parenchyme pulmonaire ne forme point de culs-de-sac compliqués à paroi plus ou moins bosselée et revêtue d'alvéoles. Il constitue un réseau de travées minces, parcourues par des capillaires sanguins et revêtues d'un endothélium que le nitrate d'argent met en évidence. Il en résulte que le réseau sanguin de l'hématose ne forme pas une surface plane, mise en contact avec l'air d'un seul côté ou de

deux côtés à la fois lorsque une même lame vasculaire est commune à deux alvéoles adossées, mais que chaque capillaire sanguin est entouré par l'air de toutes parts. Il n'y a donc point dans le poumon des Oiseaux de surfaces respiratoires, formées par des réseaux, à peu près plans de capillaires décrivant des mailles extrêmement régulières, comme c'est le cas pour l'appareil respiratoire des autres Vertébrés, même pour les branchiés, mais un véritable labyrinthe sanguin développé dans les trois directions de l'espace et pénétré par l'air de tous les côtés. Cette disposition déjà entrevue par Rainey et bien décrite par Campana a été éclairée par la démonstration que j'ai pu donner du développement embryologique des capillaires aériens et de la présence d'un endothélium à leur surface, contrairement à ce que pensait Max Baer (1896), qui niait la présence de cet endothélium.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE (1)

1896. Baer (Max). Beiträge zur Kenntnis. der Anat. und Physiol. d. Atemwerkzeuge bei den Vögeln. (*Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd.* 61, p. 420-498).

1905. Bertelli (D.). Ricerche di Embriologia e di Anatomia comparata sul diaframma e sull'apparechio respiratorio dei vertebrati. (*Archivio di Anatomia e di Embriologia.* Vol. IV, p. 593-844, Tav. LXXIX-LXXXIII).

1875. Campana. Physiologie de la respiration chez les Oiseaux. Anat. de l'appareil pneumatique pulmonaire, des faux diaphragmes, des séreuses et de l'intestin chez le Poulet (p. 1-385, pl. I-XVI, *Paris, Masson*).

1863. Eberth. Ueber den feineren Bau der Lunge. (*Zeitschr. f. wissensch. Zool.* Bd., 12 p. 427-454. Taf. XLIV-XLV).

1864. Elenz (E.). Uber das Lungenepithel. (*Wurzbürger naturwissensch. Zeitschr.* Bd. 5, p. 66-83, Taf. 2). Cité d'après Oppel, A., voyez ci-après.

(1) Dans cet index ne sont contenus que les ouvrages expressément cités dans ce mémoire ou ceux que j'ai consultés pour l'écrire.

1899. Evans (A. H.) Birds. (*Cambridge Natural History.* Vol. IX. *London Macmillian and C^o* 8° 635 p.).

1905. Fischer (Guido). Vergleichend. anatomische Untersuchungen über den Bronchialbaum der Vögel. (*Zoologica.* Bd. 19, H. 45 p. 1-45, Taf. I-V).

1890. Gadow (Hans). Vögel Bd. I und II. In *Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreichs.*

1901. Gegenbaur (C). Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere, mit Berucksichtigung der Wirbellosen (Bd. 2. *Leipzig* 1901, p. 696).

1902. Göppert (E.). Die Entwickl. d. luftführenden Anhänge d. Vorderdarms. (*Handb. d. vergleich, und experim. Entwicklungslehre O. Hertwig's.* Bd. II, T. 1, p. 80-108).

1846. Guillot (N.). Mémoire sur l'appareil de la respiration dans les Oiseaux (*Ann. Sc. Nat.* T. 5. (3), p. 25-87, Pl. III-IV).

1897. Hardiviller (A. d'). Développement et homologation des bronches principales, chez les Mammifères (Lapin). (*Thèse de doctorat en Méd. Lille*).

1882. Huxley. On the respiratory organs of Apteryx (*Proced. Zool. Soc.* p. 560).
Cité d'après le Zoologischer Jahresbericht de Naples.

1911. Juillet (A.). *a.* Rapports des sacs aériens et des bronches chez les Oiseaux. (*C. R. Acad. Sc. Paris.* T. 152, p. 1024).
b. Observations comparatives sur les rapports du poumon et des sacs aériens chez les Oiseaux. (*C. R. Acad. Sc. Paris.* T. 152, p. 1330).
c. Phases avancées du développement du poumon chez le Poulet. (*C. R. Soc. Biologie,* T. lxx, p. 985).
d. Face ventrale du poumon des Oiseaux et diaphragme. (*C. R. Soc. Biologie,* T. lxxi, p. 230).

1835. Lauth. Nouveau Manuel de l'Anatomiste. 2e Edit. (*Paris* 1835, p. 767, pl. I-VII).

1911. Marchand (R.). Les pores alvéolaires du poumon chez les animaux. (*C. R. Soc. Biologie,* T. lxx, p. 912).

1893. Miller (W. S.). The Structure of the lung. (*Journ. of Morphol.* Vol. 8, p. 165-188).

1857. Milne Edwards (H.). Leçons sur la Physiologie et l'Anatomie comparée de l'homme et des animaux. (Vol. II, p. 399. *Paris, Masson*).

1902. Moser (Fanny). Beiträge zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Wirbeltierlunge. (Amphibien, Reptilien, Vögel,

Säuger). (*Archiv. fur mikrosk. Anatomie.* Bd 60, p. 587-667, Taf. XXX-XXXIII).

1892. NARATH (A.). Vergleichende Anatomie des Bronchialbaumes. (*Verh. d. Anat. Ges. auf. d. VI. Vers. in Wien* 1892, p. 168-174).

1905. OPPEL (A.). Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie der Wirbeltiere. (*VI*e *Teil. Atmungsapparat,* p. 824, Taf. I-IV).

1835. OWEN (RICH). Aves. (*The Cyclopœdia of Anat. and Physiol.* Vol. I, 1835-1836).

1866. OWEN (RICH). Comparative Anatomy and Physiolog of Vertebrates. (*Vol. II* 1866. *Longmans, Green and C*o, *London.*)

1849. RAINEY (G.). On the minute structure of the Lung of the Bird. (*Medico. Chirungic. Trans.* XXXII, p. 47. Cité d'après Williams, voyez ci-après).

1891. ROCHÉ (G.). Contribution à l'étude de l'anatomie comparée des réservoirs aériens d'origine pulmonaire chez les Oiseaux. (*Ann. d. sc. nat. Zool.* Vol. XI (7), p. 1-120, Pl. I-IV).

1847. SAPPEY (PH. C.). Recherches sur l'appareil respiratoire des Oiseaux, (*Paris, Germer-Baillière et Thèses sciences, Paris* p. 1-92, Pl. IV. 1847).

1910. SCHIMKEWITSCH (W.) Vergleich. Anat. d. Wirbeltiere, traduction allemande par Maier et Sukatschoff (*Stuttgart* p. 652).

1871. SCHULZE (F. E.) Manual of human and comparative histology by S. Stricker. (Vol. II, p. 68-72. *London Sydenham Society*).

1908. SCHULZE (F. E.). Die Lungen d. african. Strausses (*Sitzung. d. Preus. Akad. d. Wissenchaft*). Cité d'après le Jahresbericht de G. Schwalbe.

1866. SELENKA (EMIL). Beiträge zur Entwickl. der Luftsäcke des Huhns. (*Zeitschr. f. wiss. Zool.* Bd. 16, p. 178-182, Pl. VIII).

1896. SIEFERT (ERNST) Uber die Atmung der Reptilien und Vögel. (*Arch. f. d. ges. Physiol.* Bd. 64. p.321-506, Taf. III. IV-V).

1896. SOUM. (J. M.). Recherches physiologiques sur l'appareil respiratoire des Oiseaux. (*Ann. de l'Université de Lyon* XXVIII, p. 1-126).

1899. SUPINO (FELICE). Ricerche sulla struttura del polmone negli ucelli. (*Atti della Societa Veneto-Trentina di Scienze naturali resid. in Padova.* Ser. 2. Vol. 3. Fasc. 2, p. 306-316). Cité d'après Oppel.

1909. VIALLETON (L.) Précis de technique histologique et embryologique. (2e édit. *O. Doin et fils, Paris.* P. 467, Pl. I-XII).

1911. VIALLETON (L.) Eléments de Morphologie des Vertébrés, (*O. Doin et fils, Paris* 790 p.).

1911. VIALLETON (L.) et JUILLET (A.). Sur la technique des injections

d'alliages fusibles en anatomie microscopique. (*C. R. Soc. Biologie*, T. LXXI, p. 249).

1894. VOGT et E. YUNG. Traité d'Anatomie comparée pratique, (*Paris, C. Reinwald*, Vol. II, p. 989).

1906. WIEDERSHEIM (R.). Vergleichende Anat. d. Wirbeltiere (6e *Auflage. Jena G. Fischer*).

1859. WILLIAMS. Respiration. (*The Cyclop. of Anat. and Physiol.* Vol. V. suppl. *London*).

1900. ZUMSTEIN (J.). Ueber den Bronchialbaum der Säuger und Vögel. (*Sitzungsber. Ges. z. Beförd. d. ges. Naturwiss.* p. 39-48).

1891-92. ZUMSTEIN (J.). Ueber Korrosions präparate. *Sitzungsber Ges. z. Beförd.d.ges. Naturwiss. Marburg.* 1891-92).

EXPLICATION DES PLANCHES

LETTRES COMMUNES A TOUTES LES FIGURES.

B., bronche extra-pulmonaire.
C. a., capillaire aérien.
C. d. p., canal direct du sac diaphragmatique postérieur.
E_1, première entobronche.
E_2, deuxième entobronche.
E_3, troisième entobronche.
E_4, quatrième entobronche.
E_2, *d.*, rameau dorsal de la deuxième entobronche.
E_4 *tr.*, rameau transversal de la quatrième entobronche.
Ect_1, première ectobronche.
Ect_2, deuxième ectobronche.
Ect_3, troisième ectobronche.
Ect_4, quatrième ectobronche.
Ect_5, cinquième ectobronche.
Ect_6, sixième ectobronche.
Mes., mésobronche.
O. ab., orifice direct du sac abdominal.
O. c., orifice direct du sac cervical.
O. c. i. d., orifice commun des sacs interclaviculaire et diaphragmatique antérieur.
O. d. p., orifice direct du sac diaphragmatique postérieur.
Pb., parabronche.
R. ab., orifice récurrent du sac abdominal.
R. d. a., orifice récurrent du sac diaphragmatique antérieur.
R. d. p., orifice récurrent du sac diaphragmatique postérieur.
R. i., orifice récurrent du sac interclaviculaire.
S. ab., sac abdominal.
S. c., sac cervical.
S. d. a., sac diaphragmatique antérieur.
an., anastomose.
art., artère.
b. s. l., bronche secondaire externe
ep., épithélium.
end., endothélium.
hen., hematies.
l. pb., lame parabronchique.
m., muscles.
tr., travée.
v., vaisseau.
vest., vestibule.

PLANCHE XV

FIG. 1. Schéma pour montrer la distribution des entobronches, des bronches récurrentes et des circuits bronchiques sur la face ventrale du poumon du Poulet *Gallus domesticus* (L.). Gr. = 1 × 2. — Le rameau dorsal de la deuxième entobronche et le canal interclaviculaire n'ont pas été représentés.

FIG. 2. Schéma pour montrer la distribution des ectobronches, des bronches récurrentes et des circuits bronchiques sur la face dorsale du poumon du Poulet Gr. = 1 × 2.

Fig. 3. Schéma pour montrer la distribution des parabronches et des circuits médiaux sur la face médiale du poumon de Poulet. Gr. = 1 × 2.

Fig. 4. Reconstruction du poumon droit d'un embryon de Poulet à la fin du sixième jour : la reconstruction est vue par le bord latéral.

Fig. 5. Reconstruction du poumon droit d'un embryon de Poulet au huitième jour ; la reconstruction est vue par la face médiale. Cette figure est surtout destinée à montrer la marche des parabronches dorsales et ventrales les unes au devant des autres sur la face médiale.

PLANCHE XVI

Fig. 6. Embryon de Poulet au dixième jour. Coupe transversale d'une parabronche entourée de son territoire mésenchymateux propre. Gr. = 1 × 400.

Fig. 7. Anastomoses des parabronches pour former les circuits bronchiques. Embryon de Poulet (treizième jour). Gr. = 1 × 400.

Fig. 8. Début de la formation des capillaires aériens. Embryon de Poulet (treizième jour), coupe transversale. Gr. = 1 × 400.

Fig. 9. Stade plus avancé du développement des capillaires aériens (quinzième jour). Gr. = 1 × 400.

PLANCHE XVII

Fig. 10. Différenciation des vestibules et des capillaires aériens (seizième jour). Gr. = 1 × 400.

Fig. 11. Coupe transversale d'une parabronche de Poulet (deux jours après l'éclosion). Parenchyme respiratoire. Safranine Picro-indigo-carmin. Gr. = 1 × 400.

PLANCHE XVIII

Fig. 12. Poulet âgé de 2 jours. Injection métallique (Darcet). Gr. = 1 × 2. — *a.*, face ventrale (poumon droit) ; *b.*, face médiale (poumon gauche) ; *c*, face dorsale (poumon droit).

Fig. 13. Poulet de 15 jours. Poumon droit, face dorsale. Injection métallique (Wood). Gr. = 1 × 1,5.

Fig. 14. Poulet adulte. Injection métallique (Wood), Gr. = Nat. —*a*, face ventrale ; *b.*, face dorsale (poumon droit).

Fig. 15. *Noctua minor* (Briss). Injection métallique (Wood). Gr. nat. — *a.*, face ventrale ; *b.*, face dorsale (poumon gauche). Une portion du sac abdominal a été laissée appendue à ses bronches récurrentes.

Fig. 16. *Gallinula chloropus* (L.). Poumon gauche face ventrale. Injection métallique (Wood). Gr. = 1 × 1,8. — La pente caudale est divisée en deux moitiés par une crête transversale séparant les deux sacs diaphragmatiques.

Fig. 17. *Columba livia dom.* (L.). Poumon droit face ventrale. Injection métallique (Wood). Gr. = 1 × 1,5.— Au dessous de la bronche extra-pulmonaire se voit une portion du sac diaphragmatique antérieur sur laquelle s'insère nettement du côté latéral la bronche récurrente de ce sac .On voit également partir du côté droit de cette masse métallique le canal interclaviculaire.

Fig. 18. *Columba livia dbm.* (L.). Poumon gauche face ventrale. Injection métallique (Wood). Gr. = 1 × 1,5. — Cette figure montre très bien le rameau transverse de la quatrième entobronche et la crête transversale divisant la pente caudale en deux étages superposés pour les deux sacs diaphragmatiques.

Fig. 19. *Columba livia dom.* (L.). Poumon droit, facem édiale. Injection métallique (Wood). Gr. = 1 × 1,5. — Pour montrer les parabronches internes, les parabronches de la couche externe ont été détruites.

Fig. 20. *Columba livia dom.* (L.). Injection métallique (Wood). Gr. = 1 × 1,5. — *a* face ventrale, *b* face dorsale (poumon droit). Pendant le refroidissement du métal la face dorsale s'est légèrement creusée sur son milieu par suite d'une mauvaise position du sujet.

Fig. 21. *Palaeornis torquata.* Injection métallique (Wood). Gr. = 1 × 1,2. — *a*, face ventrale *b*, face dorsale (poumon droit) Sur le bord latéral de la pente caudale (fig. *a*) on voit l'insertion du sac diaphragmatique postérieur sous la forme d'une masse métallique faisant légèrement saillie vers le milieu de la pente caudale : plus bas apparaît également l'insertion du sac abdominal.

PLANCHE XIX

FIG. 21. *Passer domesticus* (Brisson). Poumons et sacs aériens. Injection métallique (Wood) Gr. = 1 × 1,2. — Par suite de l'obliquité donnée à la pièce pour la photographier, le poumon droit semble se continuer directement dans le gauche. En réalité, ils sont séparés suivant la ligne peu marquée qui passe à 3 millimètres du bord gauche.

FIG. 22. *Melopsitacus undulatus* (Shaw). Injection métallique (Wood). Gr. = 1 × 1,2. — *a*, face ventrale ; *b*, face dorsale poumon droit).

FIG. 23. *Garrulus glandarius* (L.). Injection métallique (Wood). Gr. = 1 × 1,8. — *a*, face ventrale ; *b*, face dorsale (poumon gauche). Sur l'angle inférieur et latéral de la figure *a*, on voit très facilement les bronches récurrentes du sac abdominale.

FIG. 25. *Passer domesticus* (Brisson). Poumon droit, face ventrale. Injection métallique (Wood). — Gr. = 1 × 2.

FIG. 26. *Ligurinus chloris* (L.). Poumons et sacs aériens vus par la face gauche. Injection métallique (Darcet). Gr. = 1 × 2.

FIG. 27. *Saxicola œnanthe* (L.). Poumons et sacs aériens vus par la face droite. Injection métallique (Wood). Gr. = 1 × 1,5.— Les impressions costales sont bien accentuées sur le sac diaphragmatique postérieur et sur l'abdominal. De ce dernier partent des bronches récurrentes qui s'insèrent au niveau de l'avant-dernière empreinte costale ; les bronches récurrentes du sac diaphragmatique postérieur sont placées beaucoup plus en avant, sur le sillon costal le plus antérieur.

FIG. 28. *Cypselus apus* (L.). Poumons et sacs aériens vus par la face droite. Injection métallique (Wood). Gr. = 1 × 1,5. — On voit nettement ici les bronches du sac abdominal, malgré une cassure transversale sur leur tronc et les bronches récurrentes du sac diaphragmatique postérieur peu éloignées des précédentes.

PLANCHE XX

FIG. 29. *Larus ridibundus* (L.). Injection métallique (Wood). Gr. = 1 × 1,2. — *a*, face ventrale. *b*, face dorsale (poumon gauche). Au niveau de la lettre *b*, se voient bien les bronches récurrentes du sac diaphragmatique postérieur.

FIG. 30. *Anas boschas* (L.). Poumon droit, face ventrale. Injection métallique (Wood). Gr. nat. Du côté latéral, sur la pente caudale, la partie superficielle du moulage a été détruite et on aperçoit les parabronches profondes.

FIG. 31. *Anas boschas* (L.). Poumon droit, face dorsale. Injection métallique (Wood). Gr. nat. Sur l'angle inférieur droit on voit très bien les bronches récurrentes du sac abdominal.

FIG. 32. Métis de Canard domestique. Poumon gauche face ventrale. Injection métallique (Darcet). Gr. nat.

SECONDE THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

Botanique. — Respiration chez les végétaux.

Minéralogie. — Gîtes cuprifères.

Vu et approuvé.

Paris, le 19 Juin 1911.

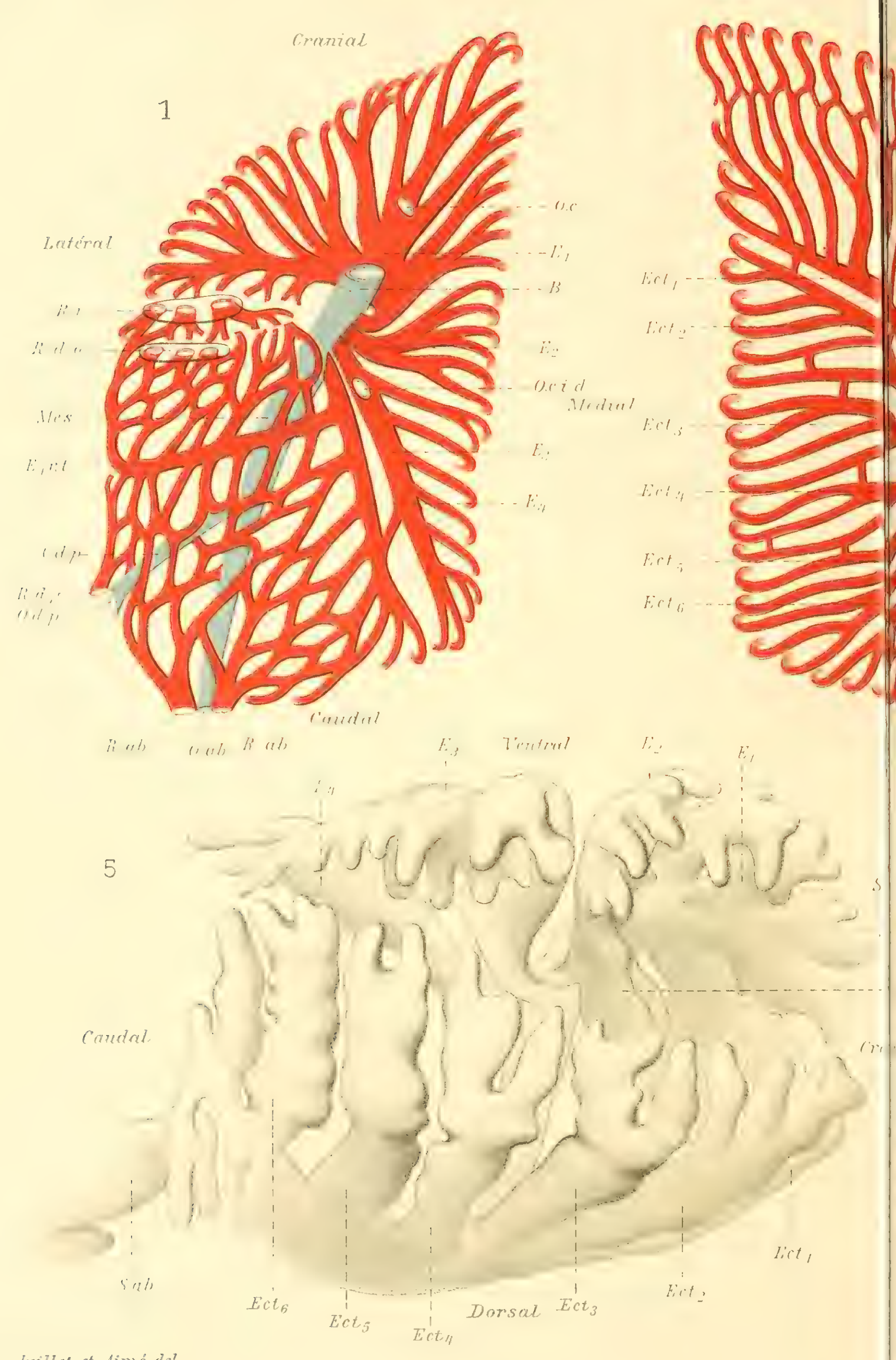
LE DOYEN DE LA FACULTÉ DES SCIENCES,

PAUL APPELL

Vu et permis d'imprimer :

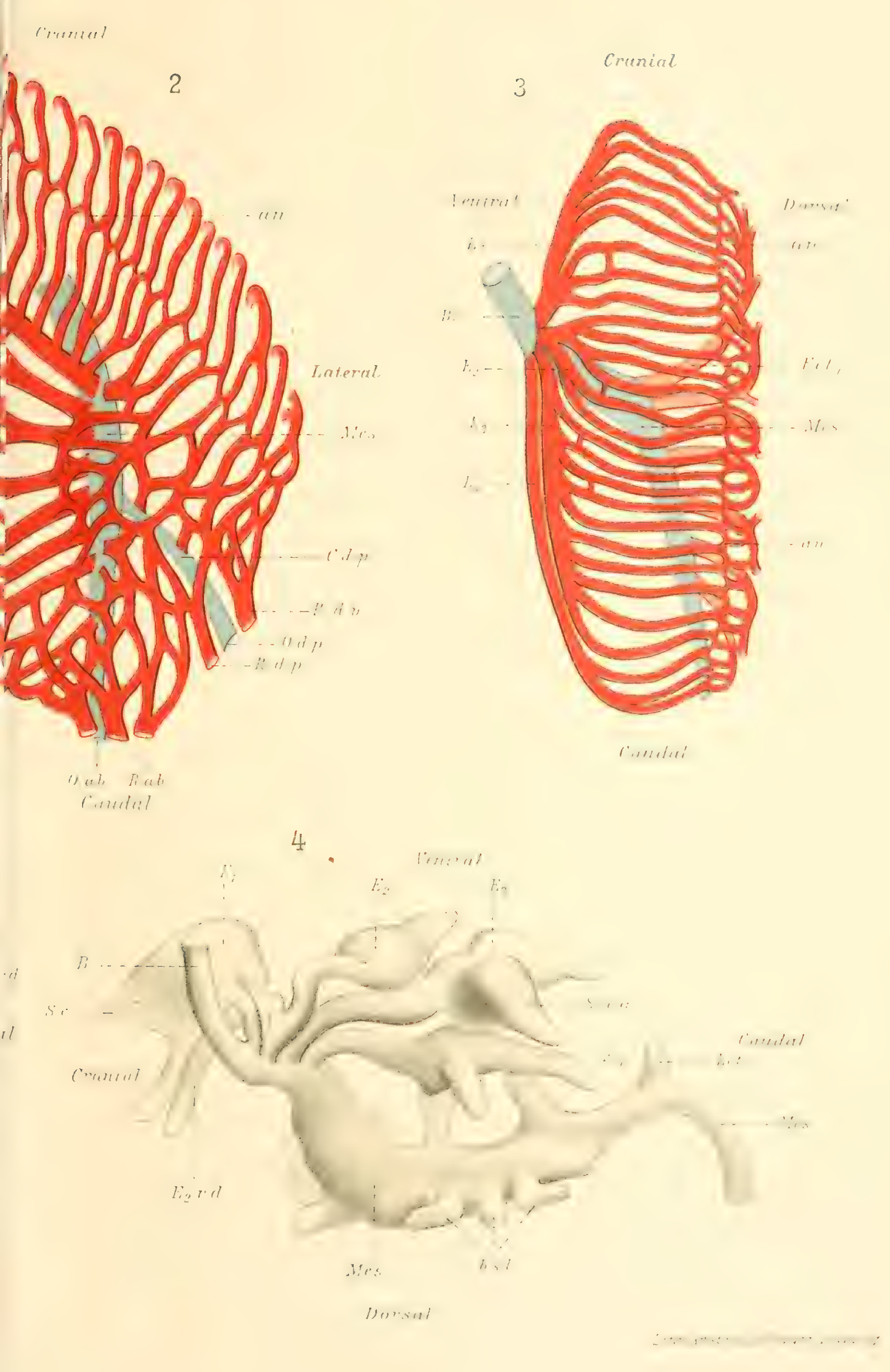
LE VICE-RECTEUR DE L'ACADÉMIE DE PARIS.

L. LIARD

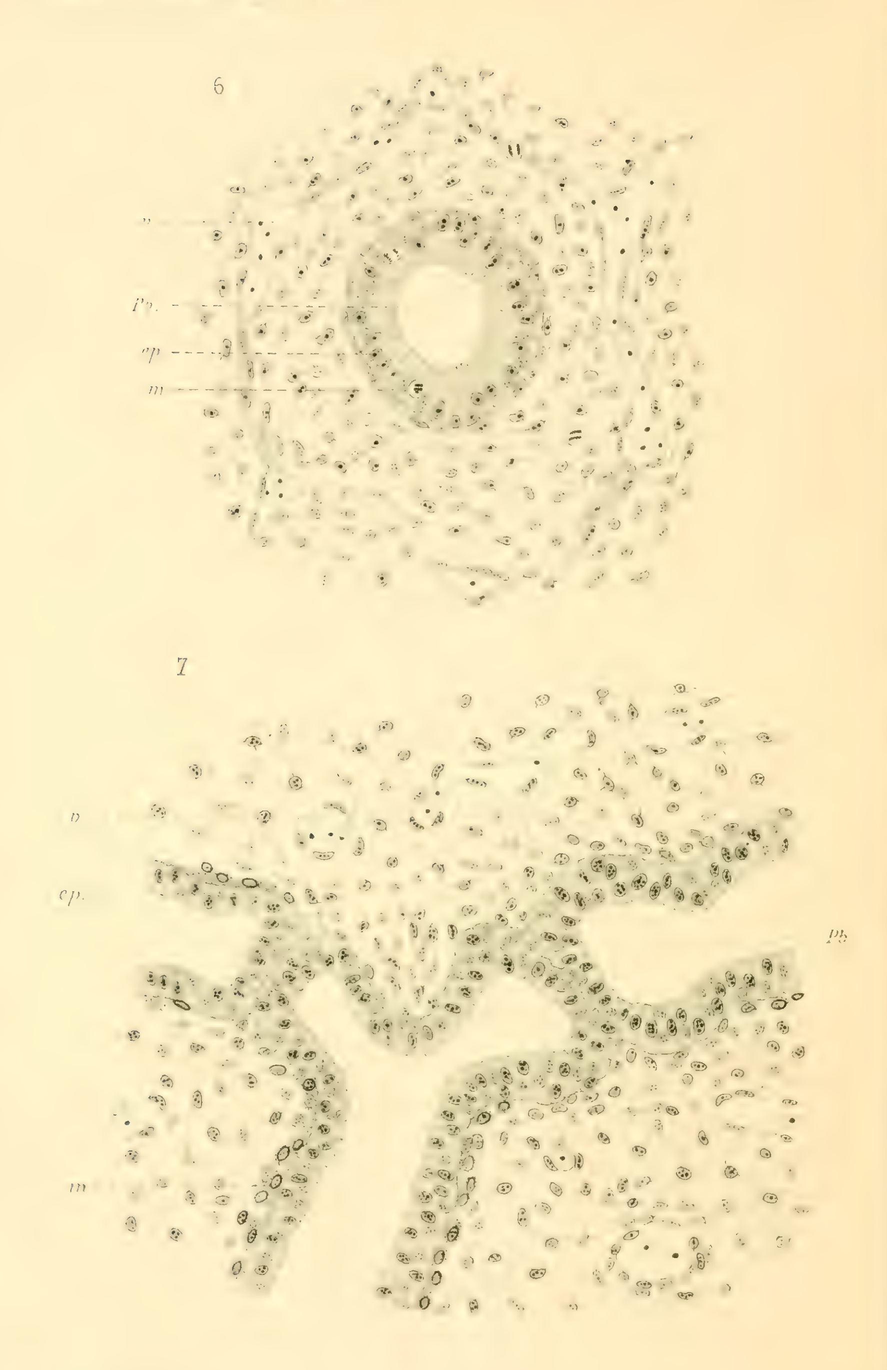


Juillet et Aimé del.

POUMON


Cranial
2
an
Lateral
Mes
C d p
P d v
O d p
R d p
O ab
R ab
Caudal
Cranial
3
Ventral
Dorsal
an
B
Mes
Caudal
4
Ventral
E2
B
Caudal
Mes
Cranial
Dorsal

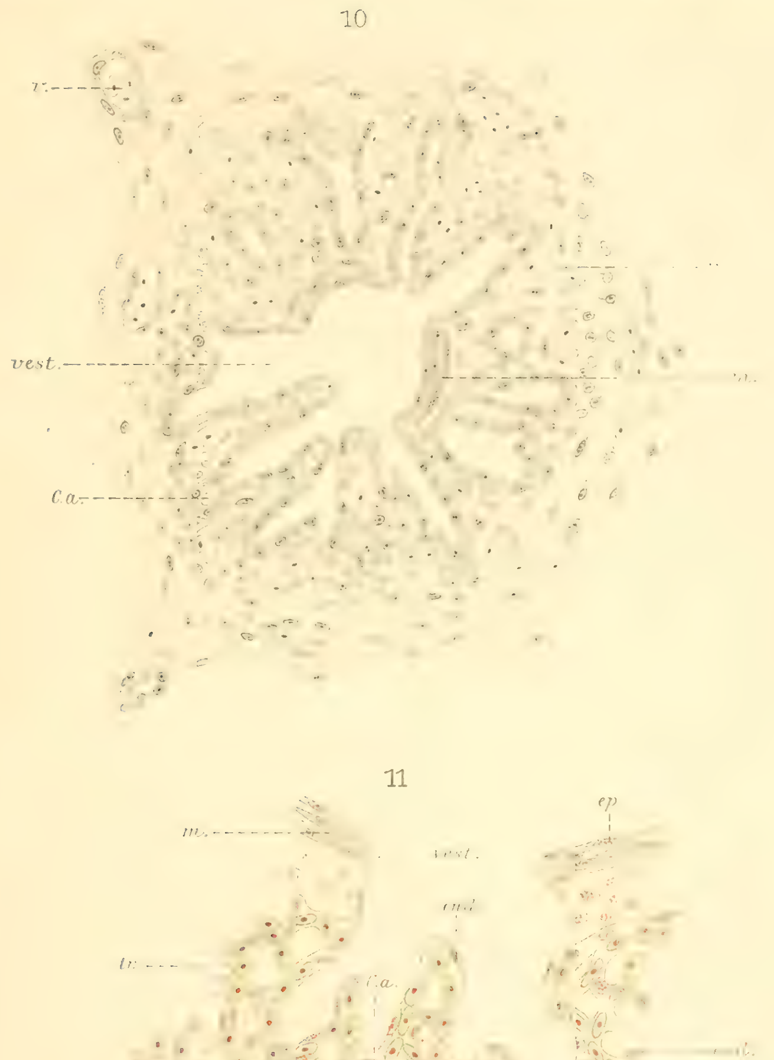
S OISEAUX.



Juillet et Aimé del.



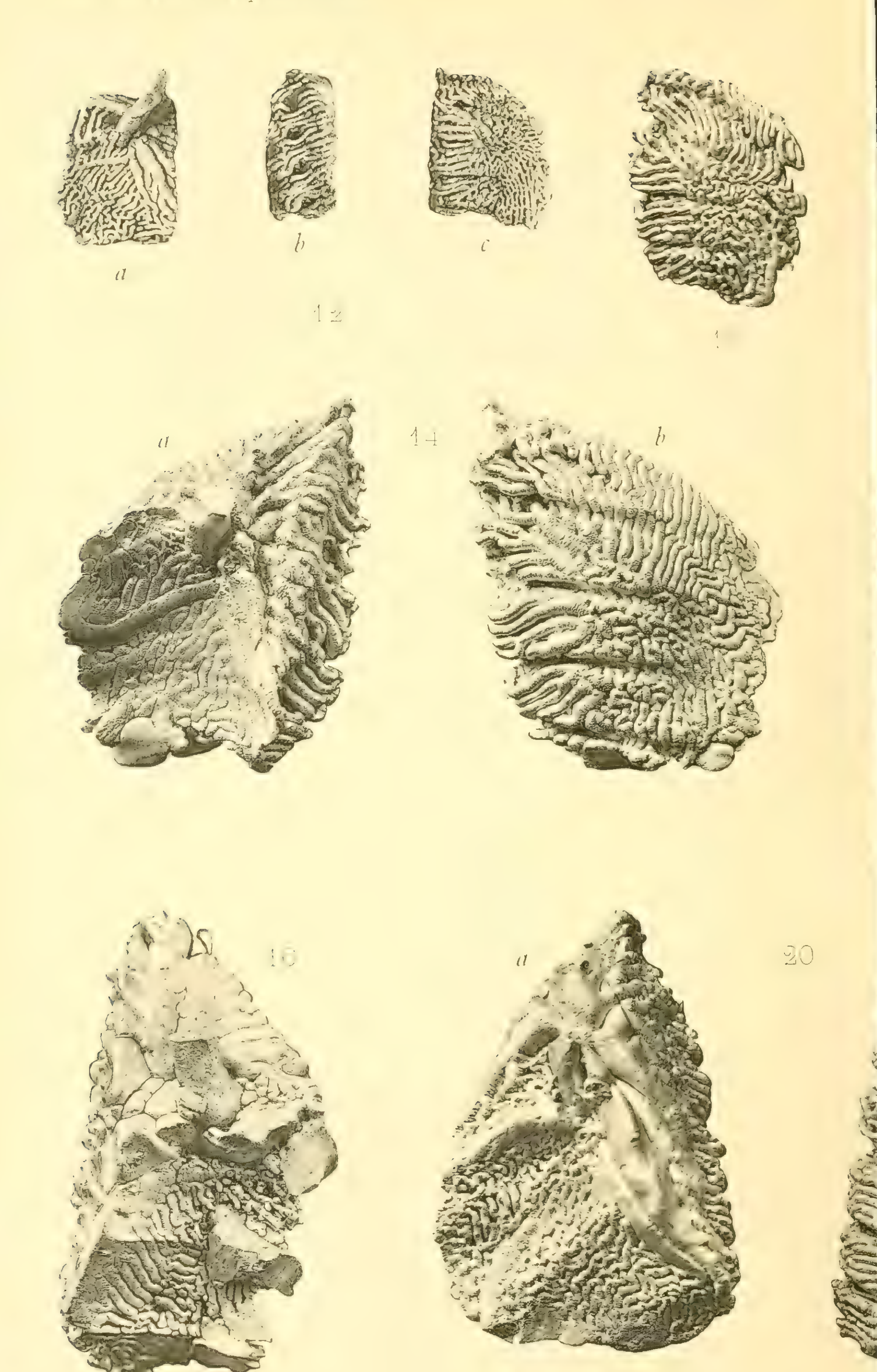
Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig



Juillet et Aimé del.

Lith. Anst. v. … Leipzig.

POUMON DES OISEAUX



Photographies.

POUMON



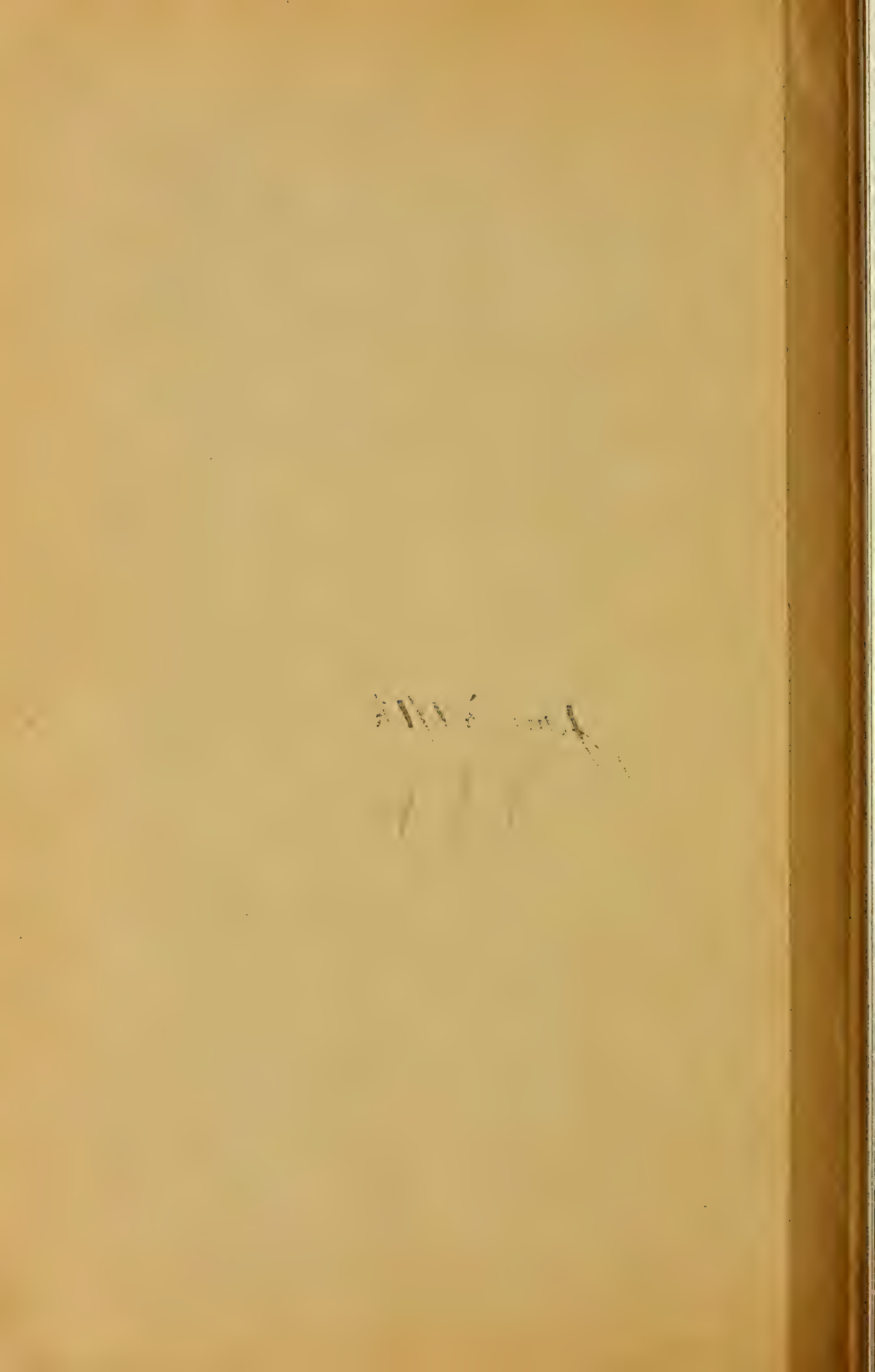


Photographies.



Photographies.

Phototypie Bertl




LIBRARIES
SMITHSONIAN
INSTITUTION


SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES
BOUND BY